

**VERHALTENSPHYSIOLOGISCHE EXPERIMENTE ZUR
VISUELLEN VERARBEITUNG VON FARBREIZEN
BEI TAGFALTERN**

CHRISTIAN SCHERER

1985



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547927_0081

Verhaltensphysiologische Experimente zur
visuellen Verarbeitung von Farbreizen
bei Tagfaltern

Inaugural-Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades
der Fakultät für Biologie der
Ludwig-Maximilians-Universität
München

vorgelegt von
Christian Scherer
aus Wiesbaden

1985

1. Berichterstatter: Prof. Dr. G. Kolb

2. Berichterstatter: Priv.-Doz. Dr. R. Gemperlein

Tag der mündlichen Prüfung: 9.7.1986

Meinen Eltern

Diese Arbeit wurde unter der Leitung von Frau Prof. Dr. Gertrud Kolb angefertigt, der ich ganz herzlich für ihre verständnisvolle und sorgfältige Betreuung danken möchte. Sie brachte meiner Arbeit großes Interesse entgegen und gab mir viele Anregungen.

Mein besonderer Dank gilt auch Herrn Priv.-Doz. Dr. R. Gemperlein und seinen Mitarbeitern Dr. R. Paul und Dr. A. Steiner. Häufige hilfreiche Diskussionen, insbesondere mit Dr. Steiner, brachten Erkenntnisse und Ratschläge, die unter anderem der Berechnung der korrigierten Remissionsspektren und relativen Quantenzahlen der Farbfolien zugrunde liegen.

Herrn Prof. Dr. U. Smola möchte ich für Vorschläge zur Abgleichung der Quantenflüsse der monochromatischen Lichtreize danken.

Weiterhin gilt mein Dank den Professoren H. Langer und F. Zettler, die in einigen Diskussionen Anregungen für verschiedene Experimente gaben.

Auch bei der Werkstatt des Hauses möchte ich mich bedanken, ohne deren sorgfältige Arbeit (insbesondere von Herrn Hein) die Versuchsanordnung nicht hätte gebaut werden können.

Ganz besonders möchte ich Frau F. Althaus für die Anfertigung der Zeichnungen danken.

I N H A L T S V E R Z E I C H N I S

Zusammenfassung	1
I. Einleitung	6
II. Material und Methoden	11
1. Versuchstiere	11
2. Verhaltenskriterien	12
3. Versuchsanordnung für Experimente mit Farbfolien	14
a) Nahrungsreaktion	14
b) Eiablage	17
4. Versuchsanordnung für Experimente mit monochromatischen Lichtreizen	17
a) Wellenlängen über 400nm	17
b) Wellenlängen unter 400nm	20
c) Mischungen von Wellenlängen und Versuche mit Weißlicht	21
d) Abgleichung der Quantenflüsse	23
e) Versuchsbedingungen	24
5. Berechnungsgrundlagen für die Ergebnisse der Versuche mit monochromatischen Lichtreizen	27
a) Wirksamkeitsspektren und Funktionen zur Intensitätsabhängigkeit	27
b) Spektrale Empfindlichkeiten	28

III. Ergebnisse	31
A <i>Pieris brassicae</i> L.	31
1. Nahrungsreaktion	31
a) Vorversuche mit Farbfolien	31
b) Spektrale Wirksamkeit quantengleicher monochromatischer Lichtreize	35
c) Versuche zur Intensitätsabhängigkeit	37
d) Spektrale Empfindlichkeit	39
e) Nahrungsreaktion auf Weißlicht im Vergleich mit $\lambda = 447\text{nm}$	41
f) Dressurversuche	44
2. Trommeln	46
a) Spektrale Wirksamkeit quantengleicher monochromatischer Lichtreize	46
b) Versuche zur Intensitätsabhängigkeit	47
c) Spektrale Empfindlichkeit	47
d) Trommeln auf Weißlicht im Vergleich mit monochromatischen Grünreizen	50
3. Eiablage	51
a) Vorversuche mit Farbfolien	51
b) Spektrale Wirksamkeit quantengleicher mono- chromatischer Lichtreize	52
c) Versuche zur Intensitätsabhängigkeit	52
d) Spektrale Empfindlichkeit	53
e) Eiablage auf Weißlicht im Vergleich mit mono- chromatischen Grünreizen	53
4. Freiraumreaktion	54

a) Spektrale Wirksamkeit quantengleicher monochromatischer Lichtreize	54
b) Versuche zur Intensitätsabhängigkeit	58
c) Spektrale Empfindlichkeit	58
d) Freiraumreaktion auf Weiß(UV+) im Vergleich mit $\lambda = 396\text{nm}$ und mit Weiß(UV-)	60
5. Mischungen von Wellenlängen	62
B <i>Aglais urticae</i> L.	68
Nahrungsreaktion	68
a) Spektrale Wirksamkeit quantengleicher monochromatischer Lichtreize	68
b) Versuche zur Intensitätsabhängigkeit	70
I <i>Pararge aegeria</i> L.	72
1. Nahrungsreaktion	72
a) Vorversuche mit Farbfolien	72
b) Spektrale Wirksamkeit quantengleicher monochromatischer Lichtreize	74
c) Versuche zur Intensitätsabhängigkeit	76
d) Nahrungsreaktion auf Weißlicht im Vergleich mit $\lambda = 447\text{nm}$	77
2. Freiraumreaktion	79
a) Spektrale Wirksamkeit quantengleicher monochromatischer Lichtreize	79
b) Versuche zur Intensitätsabhängigkeit	81
c) Spektrale Empfindlichkeit	81
d) Freiraumreaktion auf Weiß(UV+) im Vergleich mit $\lambda = 396\text{nm}$ und mit Weiß(UV-)	81

e) Freiraumreaktion auf Weiß(UV-) im Vergleich mit $\lambda = 370\text{nm}$	85
f) Mischung von Weiß(UV-) mit $\lambda = 370\text{nm}$	86
IV. Diskussion	88
A Visuelles Verhalten gegenüber Pigmentfarben	88
1. Nahrungsreaktion	90
a) Verhalten von <i>P. brassicae</i> , <i>P. aegeria</i> und <i>A. urticae</i> gegenüber PVC-Farbfolien	90
b) Ergebnisse von Ilse (1928, 1965) und Linber- gen et al. (1943)	91
c) Ergebnisse weiterer Autoren	93
d) Vergleich mit einigen Resultaten der Ver- suche mit monochromatischen Lichtreizen	94
e) Bedeutung von Duftreizen	96
2. Trommeln und Eiablage	98
a) Eiablage von <i>P. brassicae</i> auf PVC-Farbfolien	98
b) Ergebnisse anderer Autoren und Vergleich mit einigen Resultaten der Versuche mit mono- chromatischen Lichtreizen	99
c) Bedeutung von Duftreizen	101
B Visuelles Verhalten gegenüber monochro- matischen Lichtreizen im Vergleich mit den Rezeptoreigenschaften	103
1. Rezeptoreigenschaften von <i>P. brassicae</i> , <i>A. urticae</i> und <i>P. aegeria</i>	104
2. Verhalten und Rezeptoren	107

a) Übereinstimmungen zwischen Verhalten und Rezeptoreigenschaften (Hinweise auf voneinander unabhängig arbeitende Rezeptoren)	107
b) Differenzen zwischen Verhalten und Rezeptoreigenschaften (Hinweise auf ein Zusammenwirken der Rezeptoren)	111
c) Rotrezeptoren bei Lepidopteren	116
3. Wellenlängenspezifisches Verhalten oder Farbensehen?	121
a) Unabhängig oder abhängig arbeitende UV-Rezeptoren?	121
b) Hinweise auf eine zentrale Verarbeitung von Farbreizen bei Lepidopteren	124
c) Wirkung von Wellenlängenmischungen auf <i>P. brassicae</i>	125
d) Übergang von wellenlängenspezifischem Verhalten zu Farbensehen?	129
Literaturverzeichnis	133

Verzeichnis der Abbildungen

Abb. 1: Funktionen des relativen Quantenniveaus von sieben Farbfolien.	16
Abb. 2: Versuchsapparatur für monochromatische Lichter.	18/19
Abb. 3: Reflexionsspektrum des von den Mattscheiben reflektierten Streulichts.	26
Abb. 4: Nahrungsreaktion auf Farbfolien, <i>P. brassicae</i> .	32
Abb. 5: Intensitätskennlinien der Nahrungsreaktion auf Blau und Gelb, <i>P. brassicae</i> .	32
Abb. 6: Nahrungsreaktion auf Goldgelb, Schwarz, Weiß und Graustufen, <i>P. brassicae</i> .	34
Abb. 7: Nahrungsreaktion auf Rot, Schwarz, Weiß und Graustufen, <i>P. brassicae</i> .	34
Abb. 8: Spektrale Wirksamkeit der Nahrungsreaktion, <i>P. brassicae</i> .	36
Abb. 9: Intensitätskennlinien der Nahrungsreaktion für zwölf Wellenlängen, <i>P. brassicae</i> .	38
Abb. 10: Spektrale Empfindlichkeiten der Nahrungsreaktion, der Freiraumreaktion, der Eiablage und des Trommelns, <i>P. brassicae</i> .	40
Abb. 11: Intensitätskennlinien der Nahrungsreaktion auf Weißlicht, <i>P. brassicae</i> .	40

Abb. 12: Dressurversuch zur Nahrungsreaktion, P. brassicae.	45
Abb. 13: Spektrale Wirksamkeiten des Trommels und der Eiablage, P. brassicae.	48
Abb. 14: Intensitätskennlinien des Trommels für vier Wellenlängen, P. brassicae.	49
Abb. 15: Intensitätskennlinien der Eiablage für vier Wellenlängen, P. brassicae.	49
Abb. 16: Spektrale Wirksamkeit der freiraum- reaktion, P. brassicae.	56
Abb. 17: Spektrale Wirksamkeiten der Nahrungs- reaktion, der freiraumreaktion, der Eiab- lage und des Trommels, P. brassicae.	57
Abb. 18: Intensitätskennlinien der freiraumre- aktion für $\lambda = 370$ und 352nm , P. brassicae.	59
Abb. 19: Intensitätskennlinien der freiraumreak- tion auf Weiß(UV+) im Vergleich mit $\lambda =$ 396nm und mit Weiß(UV-), P. brassicae.	59
Abb. 20: Wirkung der Mischungen von Wellenlän- gen, P. brassicae.	65
Abb. 21: Spektrale Wirksamkeit der Nahrungsreak- tion, A. urticae.	69
Abb. 22: Intensitätskennlinien der Nahrungsreak- tion für $\lambda = 447$ und 600nm , A. urticae.	71

Abb. 23: Nahrungsreaktion auf Farbfolien, <i>P. aegeria</i> .	73
Abb. 24: Nahrungsreaktion auf Rot, Schwarz, Weiß und Graustufen, <i>P. aegeria</i> .	73
Abb. 25: Spektrale Wirksamkeit der Nahrungs- reaktion, <i>P. aegeria</i> .	75
Abb. 26: Intensitätskennlinien der Nahrungsre- aktion für $\lambda = 447$ und 600nm , <i>P. aegeria</i> .	78
Abb. 27: Intensitätskennlinien der Nahrungsreak- tion auf Weißlicht, <i>P. aegeria</i> .	78
Abb. 28: Spektrale Wirksamkeit der Freiraumre- aktion, <i>P. aegeria</i> .	80
Abb. 29: Intensitätskennlinien der Freiraumreak- tion für $\lambda = 370$ und 352nm , <i>P. aegeria</i> .	82
Abb. 30: Spektrale Empfindlichkeit der Freiraum- reaktion, <i>P. aegeria</i> .	82
Abb. 31: Intensitätskennlinien der Freiraumre- aktion auf Weiß(UV+) im Vergleich mit $\lambda = 396\text{nm}$ und mit Weiß(UV-), <i>P. aegeria</i> .	84
Abb. 32: Intensitätskennlinie der Freiraumre- aktion auf Weiß(UV-), <i>P. aegeria</i> .	84
Abb. 33: Freiraumreaktion auf Weiß(UV-) mit Beimischung von UV-Licht, <i>P. aegeria</i> .	87

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit werden drei Arten von Tagfaltern aus drei verschiedenen Familien (*Pieris brassicae* L., *Pieridae*; *Aglais urticae* L., *Nymphalidae*; *Pararge aegeria* L., *Satyridae*) mit Spontanwahlversuchen vergleichend auf die spektrale Wirksamkeit bzw. Empfindlichkeit von verschiedenen Verhaltensweisen untersucht.

1) Vorversuche mit PVC-farbfolien, deren relative remittierte Quantenzahlen in Abhängigkeit von der Beleuchtung errechnet wurden, ergeben eine deutliche Intensitätsabhängigkeit der Nahrungsreaktion bei *P. brassicae* (Abb. 5) und Hinweise dafür bei *P. aegeria* (Abb. 23).

2) Darüber hinaus zeigt sich eine von einer Helligkeitsunterscheidung unabhängige Farbunterscheidung: *P. brassicae* zieht Blau anderen Farben wie z.B. Orange, Rot und Purpur mit höherer relativer Quantenzahl vor (Abb. 4). *P. brassicae* und *P. aegeria* unterscheiden Goldgelb bzw. Rot von Graustufen sowie Schwarz und Weiß (Abb. 6, 7, 24). *P. brassicae* zieht bei der Eiablage eine quantenschwächere Grünfolie anderen Farbfolien mit höherer relativer Quantenzahl vor (s. Tab. Kap. III. A, 3 a).

3) Aufgrund weiterführender Spontanwahlversuche, die zum erstenmal an lepidopteren mit monochromatischen Lichtreizen von bekanntem Quantenfluß durchgeführt wurden, können die verschiedenen optisch gesteuerten Funktionsbereiche des Verhaltens folgenden Spektralbereichen zugeordnet werden:

a. Die Freiraumreaktion entspricht dem UV- und Violettbereich von ca. 320 - 420nm (*P. brassicae*, Abb. 10 (0), 16;

P. aegeria, Abb. 28, 30).

b. Die Nahrungsreaktion entspricht dem Blaubereich von ca. 420 - 520nm (*P. brassicae*, Abb. 8, 10 (FR); *A. urticae*, Abb. 21; *P. aegeria*, Abb. 25) sowie dem Gelbbereich von ca. 550 - 590nm (*A. urticae*, Abb. 21), dem Orangebereich von ca. 590 - 610nm (*P. brassicae*, Abb. 8, 10 (FR)) und dem Orange-Rotbereich von ca. 570 - 670nm (*P. aegeria*, Abb. 25).

c. Das Trommeln und die Fiablage entsprechen dem Grün-Gelbbereich von ca. 520 - 580 bzw. 590nm (*P. brassicae*, Abb. 10 (D, F), 13).

4) Auch bei diesen Versuchen mit monochromatischen Lichtreizen zeigt sich eine deutliche Intensitätsabhängigkeit der einzelnen Reaktionen (Abb. 9, 14, 15, 18, 22, 26, 29).

5) Sehr hohe Intensitäten von Weißlicht bleiben aber unabhängig von ihrem UV-Gehalt für die Nahrungsreaktion (Abb. 11), das Trommeln und die Fiablage (Kap. III. A, 2 d und 3 e) von *P. brassicae* fast wirkungslos. Das deutet auf eine Farbunterscheidung hin.

6) Die Freiraumreaktion dagegen wird bei *P. brassicae* (Abb. 19) wie bei *P. aegeria* (Abb. 31) von Weißlicht ausgelöst. Das geschieht bei beiden Arten in Abhängigkeit von dessen UV-Gehalt.

7) Das gleiche gilt für die Nahrungsreaktion von *P. aegeria* (Abb. 27). Für deren Auslösung ist wie bei der Fiablage von *P. brassicae* generell ein Zusammenwirken der Lichtreize mit Duffreizen nötig. Da diese bei allen Lichtreizen konstant gleich waren, sind die Ergebnisse eindeutig auf die unter-

schiedliche Wirksamkeit der verschiedenen Lichtreize zurückzuführen.

8) *P. brassicae* läßt sich bei der Nahrungsreaktion nicht auf monochromatische Lichtreize dressieren (Abb. 12).

9) Versuche mit Mischungen von Wellenlängen an *P. brassicae* ergaben folgende Resultate:

a. Die Kombination von $\lambda = 600\text{nm}$ mit $\lambda = 447\text{nm}$ (Intensität jeweils die Hälfte des Abgleichniveaus) hat bei der Nahrungsreaktion die gleiche Wirkung wie $\lambda = 447\text{nm}$ allein (Abb. 20, links). Eine besondere Wirkung dieses "Purpur" (Mischung von Blauviolett und Orange-Rot, vergleichbar dem Purpur, den Ilse 1928 verwendete) liegt also nicht vor.

b. Auch bei der Mischung von $\lambda = 600\text{nm}$ mit $\lambda = 370\text{nm}$ (hypothetischer "Kohlweißlingspurpur", d.h. Mischung aus Wellenlängen von den Enden des für *P. brassicae* sichtbaren Spektrums) wirkt die Kombination auf Nahrungsreaktion bzw. Freiraumreaktion wie die jeweils für diese Reaktion wirksamere Komponente allein (Abb. 20, rechts). Ein dem "Bienenpurpur" von Daumer (1956) analoger Farbreiz existiert demnach für *P. brassicae* nicht.

c. Die Mischung von $\lambda = 600\text{nm}$ mit $\lambda = 558\text{nm}$ zeigt eine deutliche Minderung sowohl der Nahrungsreaktion als auch des Irtommelns (Abb. 20, Mitte). Hier hat die Mischfarbe im Gegensatz zu den beiden anderen Versuchsreihen für *P. brassicae* offensichtlich eine andere Farbqualität als die Einzelfarben. Damit kann ein Zusammenwirken von Rot- und Grünrezeptor und in deren Konsequenz ein Hinweis auf Farbsehen angenommen werden.

10) Die Rotempfindlichkeit von *P. brassicae* (Nebenmaximum der

Nahrungsreaktion bei $\lambda = 600\text{nm}$) wird durch elektrophysiologische Messungen von Steiner (1984) bestätigt (λ_{max} im Rotbereich bei 620nm).

11) Die Maxima von Freiraumreaktion ($\lambda = 370\text{nm}$) und UV-Rezeptor ($\lambda = 360\text{nm}$) bei *P. brassicae* und *P. aegeria* stimmen gut überein. Ebenso decken sich die Maxima von Trommeln und Eiablage ($\lambda = 558$ bzw. 542nm) mit dem Grünrezeptor ($\lambda_{\text{max}} = 560\text{nm}$) bei *P. brassicae*, die Maxima der Nahrungsreaktion im Blau- und Rotbereich ($\lambda_{\text{max}} = 447$ bzw. 600nm) mit den entsprechenden Rezeptoren ($\lambda_{\text{max}} = 450$ bzw. 620nm) bei *P. brassicae* sowie das Maximum der Nahrungsreaktion von *A. urticae* und *P. aegeria* im Blaubereich ($\lambda = \text{ca. } 460$ bzw. $\text{ca. } 450\text{nm}$) mit deren Blaurezeptor ($\lambda_{\text{max}} = 460\text{nm}$).

Diese Übereinstimmung mit den von Steiner (1984) gemessenen Rezeptormaxima deuten zunächst auf wellenlängenspezifisches Verhalten (Menzel 1979) hin.

12) Andere Resultate, wie z.B. die Differenz der Maxima von Trommeln und Eiablage bei *P. brassicae* ($\lambda = 558$ bzw. 542nm), das Ergebnis der Versuchsreihe zur Mischung von $\lambda = 600$ und 558nm bei *P. brassicae* (s. oben), das Nichtreagieren von *P. brassicae* auf Weißlicht bezüglich Nahrungsreaktion, Trommeln und Eiablage sowie die Diskrepanz zwischen den Maxima der Nahrungsreaktion von *A. urticae* und *P. aegeria* im Gelb- bzw. Rotbereich ($\lambda = 582$ bzw. $\text{ca. } 630\text{nm}$) und deren Rezeptormaximum im langwelligen Bereich ($\lambda = 530\text{nm}$) lassen eine zentrale Verarbeitung von Farbreizen nötig erscheinen. Das Vorliegen von reinem wellenlängenspezifischem Verhalten bei *P. brassicae*, *A. urticae* und *P. aegeria* kann ausgeschlos-

sen werden. Möglicherweise liegen wellenlängenspezifisches Verhalten und Farbensehen nebeneinander vor.

1. Einleitung

Seit Karl von Frisch 1914 den Farbensinn der Biene mit Dressurversuchen nachgewiesen hat, sind Vertreter der verschiedensten Insektenordnungen auf Farbtüchtigkeit hin untersucht worden. Karl von Frisch (1960), Mazokhin-Porshnyakov (1969) sowie Autrum und Thomas (1973) geben einen Überblick über verschiedene verhaltens- und elektrophysiologische Methoden und deren Ergebnisse bei Hymenopteren, Coleopteren, Dipteren, Lepidopteren, Hemipteren, Homopteren, Neuropteren, Orthopteren und anderen Ordnungen. Für alle diese Ordnungen werden Arten mit Farbsehen beschrieben. 1975 schreibt Autrum: "Dans tous les ordres d'Insectes étudiés, on a démontré l'existence de la vision des couleurs par différentes méthodes".

Menzel (1979) vertritt dagegen den Standpunkt, daß nur wenige Insekten gründlich genug untersucht worden seien, um ihnen ein echtes Farbsehen zuschreiben zu können. Indirekte Hinweise existieren nach Menzel (1979) allerdings aufgrund des Nachweises von mehr als einem Farbrezeptor im Auge oder "more or less anecdotal reports of color preference during flower visiting, host selection, mating behavior, or hiding behavior" bei vielen anderen Arten. Mit wenigen Ausnahmen wird nur das Gelingen einer Dressur auf eine Farbe unabhängig von ihrer Intensität als Nachweis des Farbsehens anerkannt. Nach Menzel (1979) kann nur so ein wellenlängenspezifisches Verhalten ausgeschlossen werden, das sich von echtem Farbsehen darin unterscheidet, daß die Infor-

mationen verschiedener visueller Rezeptoren unabhängig voneinander verarbeitet werden. Wenn diese Rezeptoren in ihrer Wellenlängenspezifität differieren, kann zwar von verschiedenen Wellenlängen verschiedenes Verhalten ausgelöst werden, es liegt aber trotzdem kein Farbsehen vor.

Farbdressuren sind bisher nur bei sozial lebenden Hymenopteren wie Honigbienen (v. Frisch 1914, Kühn 1927, Daumer 1956, v. Helversen 1972), Wespen (Armbruster 1922, Molitor 1939, Schremmer 1941a, Weiss 1955, Mazochin-Porshnyakov 1960, Beier und Menzel 1972) und Ameisen (Kiepenheuer 1968, Wehner und Toggweiler 1972, Kretz 1979) sowie bei Dipteren (Kugler 1950, Menne und Spatz 1977, Spatz 1980, de Salomon und Spatz 1982) und einigen Lepidopteren gelungen (Knoll 1919, 1921 - 1926, 1925, 1927, Ilse 1928, S.L. Swihart 1970, 1972a, C.A. Swihart 1971). Die Arbeiten an Lepidopteren wurden allerdings nur mit Farbpapieren durchgeführt, während die meisten anderen Arten mit Hilfe monochromatischer Lichtreize untersucht wurden. Menzel (1979) geht nicht näher auf diese Arbeiten an Schmetterlingen ein, scheint sie aber eher zu den oben erwähnten "anekdotenhaften Berichten" zu rechnen. Auch Burkhardt (1983) ist der Auffassung, daß die bis jetzt publizierten Verhaltensstudien an Lepidopteren noch unbefriedigend sind, spricht aber von Farbsehen, das von Ilse (1928), Magnus (1953) und C.A. Swihart (1971) sowie Swihart und Swihart (1970) nachgewiesen worden sei, obwohl Magnus (1953) z.B. keine Dressurversuche durchführte. Ähnlich äußert sich Wehner (1981), der Ilse (1928, 1937, 1941) und Crane (1955) attestiert, sie hätten überzeugend

nachgewiesen, daß Schmetterlinge Farbkontraste wahrnehmen und nicht nur Helligkeitskontraste. Wehner (1981) tut dies, obwohl die genannten Autoren mit Spontanverhalten und mit Farbpapieren gearbeitet haben. Somit läßt sich feststellen, daß die Farbtüchtigkeit von Lepidopteren, insbesondere Tagfaltern, bis jetzt kontrovers ist und offenbar noch nicht ausreichend untersucht wurde, obwohl sehr viele Arten wie die Biene Blütenbesucher sind und es schon von daher nahe liegt, einen Farbensinn bei Schmetterlingen anzunehmen. Trotzdem sind Schmetterlinge bisher nicht mit der gleichen Gründlichkeit wie die Biene auf ihre Farbtüchtigkeit hin untersucht worden. Es liegen zu dieser Frage zwar verhaltensphysiologische Experimente verschiedener Autoren vor (Knoll 1919, 1921 - 1926, 1925, 1927, Kühn und Ilse 1925, Schlieper 1927, 1928, Ilse 1928, 1932, 1937, 1956, 1965, Schlegelndahl 1934, Schremmer 1941b, Linbergen et al. 1943, Crane 1955, Ilse und Vaidya 1956, Magnus 1953, 1956, Ierofal 1965, S.L. Swihart 1969, 1970, 1972a, Vaidya 1969, Swihart und Swihart 1970, C.A. Swihart 1971, Miyakawa 1976); allen diesen Arbeiten ist aber gemeinsam, daß sie auf der Basis von statistisch niedrigen Versuchszahlen (wenn überhaupt Angaben dazu gemacht werden) mit Farbpapieren durchgeführt wurden, deren physikalische Eigenschaften (Remission in Abhängigkeit von der Emission der primären Lichtquelle, Zahl der remittierten Quanten) nur unzureichend angegeben wurden. Deshalb sollten in der vorliegenden Arbeit Verhaltensexperimente zur Verarbeitung von Farbreizen vergleichend an je einem Vertreter von drei Familien der Ordnung Lepidoptera unter gut

reproduzierbaren, weitgehend standardisierten Bedingungen anhand hoher statistischer Zahlen und mit physikalisch genau charakterisierten Reizen durchgeführt werden. An je einer Art der Familien Pieridae (*Pieris brassicae* L.), Nymphalidae (*Aglais urticae* L.) und Satyridae (*Pararge aegeria* L.) sollten anhand verschiedener Verhaltensweisen zunächst noch mit (hinsichtlich ihres relativen Quantenniveaus genau charakterisierten) Pigmentfarben, zur Hauptsache aber mit monochromatischen Lichtreizen von bekanntem Quantenfluß Farbwahlversuche vorgenommen werden. Bis auf wenige Vorversuche (Alaibak 1981) liegen bis jetzt keine derartigen Untersuchungen an Lepidopteren vor. Wegen der von Ilse (1928) beschriebenen und in der vorliegenden Arbeit nochmals überprüften Dressurunfähigkeit des Hauptversuchstiers *Pieris brassicae* und der wesentlich kürzeren Verfügbarkeit der nach Ilse (1928) (unvollständig) dressierbaren Kleinen Füchse (*A. urticae*) wurde mit Spontanwahlversuchen gearbeitet.

Dabei sollten mit Hilfe von Farbfolien die Bedeutung von Helligkeitsunterschieden von Farben und die Fähigkeit der Falter zur Unterscheidung von Graustufen und Farben untersucht werden. Mit monochromatischen Lichtreizen sollte dann versucht werden, verschiedenen bekannten Verhaltensweisen spektrale Wirksamkeitsbereiche zuzuordnen und speziell für Wellenlängen im UV-Bereich nach einer Verhaltensreaktion zu suchen. Auch hier sollten Untersuchungen zur Intensitätsabhängigkeit der einzelnen Reaktionen und zur Fähigkeit der Unterscheidung von Farben und verschieden hellen Weißlich-

tern angeschlossen werden. Darüber hinaus sollten soweit wie möglich die spektralen Empfindlichkeiten der Verhaltensreaktionen gemessen und die Wirkung von Wellenlängenmischungen geprüft werden. Anhand der erzielten Resultate sollte nach Hinweisen zu der Frage gesucht werden, ob bei den untersuchten Faltern ein reines wellenlängenspezifisches Verhalten im Sinne Menzels (1979) vorliegt oder ob sich Indizien für ein Farbsehen finden lassen würden. Diese können nach Schümperli (1973) auf Resultaten von spontanen Verhaltenstests fußen, wenn die Verhaltensreaktionen mit den Eigenschaften der Rezeptoren allein nicht erklärt werden können. Die Eigenschaften der Rezeptoren der drei Tagfalter wurden parallel zu den verhaltensphysiologischen Experimenten der vorliegenden Arbeit von Paul (1981) und Steiner (1984) in der Abteilung von Priv.-Doz. Dr. R. Gemperlein anhand elektrophysiologischer Messungen der spektralen Empfindlichkeiten mit Hilfe der Fourierinterferometrischen Stimulation untersucht. Aufgrund der erhaltenen Daten sind Vergleiche zwischen den Rezeptoren, die die Voraussetzung für eine Farbwahrnehmung bilden und den für die Frage nach einer tatsächlichen Farbverarbeitung allein aussagekräftigen Verhaltensexperimenten (Mazokhin-Porshnyakov 1966, 1969, Burkhardt 1983) möglich. Daraus ergeben sich weitere Hinweise auf die Art der visuellen Verarbeitung von Farbreizen bei den untersuchten Tagfaltern.

II. Material und Methoden

1. Versuchstiere

Große Kohlweißlinge (*Pieris brassicae* L.) wurden in einer Klimakammer des Zoologischen Instituts mit Wirsing-, Kohlrabi- und Blumenkohlblättern als Futter gezüchtet.

Die Basis dafür lieferte eine seit mehreren Jahren vorhandene Kohlweißlingszucht, die von Prof. Dr. G. Kolb mit Unterstützung von Prof. Dr. H. Kayser, Ulm begründet wurde (Kolb 1977).

Die Temperatur in der Kammer betrug konstant 23 - 25°C, die Luftfeuchtigkeit 55 - 65%. Als Beleuchtung dienten acht Leuchtstoffröhren "Fruelite Powerwist" (40 Watt, Fa. Duro-Test, New Jersey, USA). Das Emissionsspektrum dieser Leuchtröhren ist dem des Sonnenlichts weitgehend angenähert. Der mit einer Schaltuhr automatisch geregelte Langtag dauerte von 6⁰⁰ bis 22⁰⁰. Die Lebensdauer einer Generation betrug drei bis vier Wochen.

In der gleichen Klimakammer wurden Waldbrettspiele (*Pararge aegeria* L.) nach einer vom Autor der vorliegenden Arbeit entwickelten Methode an frisch gekeimtem Weizen gezogen.

Der Weizen wurde etwa zweimal pro Woche durch eintägiges Wässern geweicht und dann in Plastikschüsseln auf feuchtem Papier zum Keimen gebracht. Um ein schnelles Austrocknen zu verhindern, wurden die Schüsseln mit gelöcherter transparenter Haushaltsfolie bedeckt. Nach etwa einer Woche wurde der ca. zehn Zentimeter hohe Weizen je nach Be-

darf verteilt. Auf kleinen Büscheln im Käfig erfolgte die Eiablage. Die heranwachsenden Raupen mußten alle zwei bis drei Tage abgesammelt und auf frisches Futter umgesetzt werden. Sie verpuppten sich schließlich an Gardinenstoff, der über die Behälter gespannt wurde.

Bei der Zucht der für Infektionen und Parasitenbefall (z.B. Schlupfwespen) anfälligen Falter mußte große Sorgfalt geübt werden. Trotzdem traten hin und wieder Raupenkrankheiten auf, deren Folgen nur durch aufwendige und langwierige Pflege oder (bei *P. brassicae*) neuen Zuchtbeginn mit Material aus anderen Instituten ausgeglichen werden konnten.

Kleine Füchse (*Aglais urticae* L.) wurden nicht zur Fortpflanzung gebracht. Sie mußten von Sammlern als Puppen bezogen werden und standen nur einige Monate zur Verfügung. Die Anzahl der pro Versuch im Mittel vorhandenen Tiere betrug für *P. brassicae* 300, für *P. aegeria* 70 und für *A. urticae* 150.

2. Verhaltenskriterien

Um die Reaktionen der Falter auf verschiedene farb- bzw. Lichtreize reproduzierbar protokollieren zu können, wurden bestimmte Kriterien für die beobachteten Verhaltensweisen festgelegt. Es handelte sich dabei um spontane Reaktionen, die unter den konstanten Versuchsbedingungen immer gleich abliefen.

Die wichtigste Reaktion war die nach Ilse (1928) bezeich-

nete "Nahrungsreaktion": Die Falter flogen auf die Farb-
reize zu, ließen sich darauf nieder und betasteten sie mit
dem entrollten Rüssel.

Diese Reaktion konnte bei allen drei untersuchten Arten
beobachtet werden.

Darüber hinaus konnten auf *P. brassicae* beschränkt das so-
genannte "Trommeln" (Ilse 1937) und die "Eiablage" als Wahl-
kriterien herangezogen werden. Beim Trommeln handelt es
sich um ein schnelles Auf- und Abbewegen des ersten Thora-
kopodenpaars. Es dient zur chemischen Prüfung der angeflo-
genen farbigen Unterlage, bevor eventuell Eier auf ihr ab-
gelegt werden.

Im Verlauf der vorliegenden Arbeit wurde bei allen drei
Arten außerdem eine weitere Reaktion beobachtet, die in
Anlehnung an Mazokhin-Porshnyakov (1969) als "Freiraumre-
aktion" bezeichnet werden soll ("light as a sign of open
space"). Es handelt sich dabei um einen heftigen Anflug
mit schnellen, regellos wirkenden Hin- und Herbewegungen
auf der Lichtquelle ohne Entrollen des Rüssels oder Trom-
meln. Häufig bleiben die Tiere mit nach vorn geneigtem Kor-
per oder in seitwärts gerichteter Schräghaltung sitzen,
als wollten sie dem Lichtreiz noch näher kommen. Diese Re-
aktion wurde an *P. brassicae* und *P. aegeria* genauer unter-
sucht.

3. Versuchsanordnung für Experimente mit Farbfolien

a) Nahrungsreaktion

Diese Spontanwahlversuche wurden mit Plexiglasfutterständern durchgeführt (Scherer 1979). In jedem Ständer waren 16 Bohrungen angebracht, die mit Honigwasser gefüllt wurden. Die Bohrungen wurden mit verschiedenfarbigen Sternen aus selbstklebender PVC-Folie (Fa. Plasti-flex, Overath) gesäumt. Es wurden die Farben Grün, Blau, Hellblau, Rot, Purpur, Orange, Goldgelb, Gelb, Weiß und Schwarz verwendet. Außerdem wurden vier verschiedene Graustufen sowie je drei Helligkeitsabstufungen von Blau und Gelb eingesetzt.

Um die Bedeutung des Quantenniveaus der Folien für die Ergebnisse der Wahlversuche berücksichtigen zu können, wurden die relativen Quantenzahlen des von den Folien remittierten Lichts annähernd ermittelt. Dazu wurden die spektralen Remissionskurven der Folien mit dem Remissionszusatz RA 2 am Spektralphotometer PM Q 11 (Zeiss) gemessen. Sie wurden dann in Abständen von 10 Nanometern mit dem Emissionsspektrum der Leuchtstoffröhren korrigiert. Die korrigierten Remissionskurven waren die Grundlage für die Berechnung der von den Folien remittierten Quanten. Dazu wurde der Wellenlänge $\lambda = 600\text{nm}$ willkürlich die Zahl 1, $\lambda = 300\text{nm}$ die Zahl 0,5 zugeordnet, da die Energie der Quanten umgekehrt proportional zur Wellenlänge und bei gegebener Energie die Zahl der Quanten proportional zur Wellenlänge ist. Die korrigier-

ten Remissionswerte wurden mit der ihnen entsprechenden Zahl multipliziert und ergaben dann die Zahl der relativen Quanten, die bei der jeweiligen Wellenlänge remittiert wurde. Die Summation dieser wiederum in Abständen von 10nm gewonnenen Daten ergab annähernd die relative Gesamtquantenzahl der betreffenden folie. für die farben Blau, Hellblau, Rot, Grün, Gelb, Goldgelb und Gelbgrün werden die errechneten Funktionen des relativen Quantenniveaus, abhängig von der Wellenlänge, in Abb. 1 wiedergegeben.

Pro Versuchsreihe wurden fünf bis zehn Versuche mit mindestens je 50 Besuchen durchgeführt. Im allgemeinen wurden ca. 1000 Besuche pro Versuchsreihe registriert. Die einzelnen Versuche dauerten durchschnittlich 40 - 80 Minuten. Die Versuche wurden zwischen 8³⁰ und 12⁰⁰ in der Klimakammer bei einer Raumbeleuchtung von 400µW/cm² durchgeführt. Die prozentualen Ergebnisse der verschiedenen Versuchsreihen wurden als Mittelwert mit Standardabweichung berechnet und auf das jeweilige Maximum normiert. Die Berechnung der Standardabweichung $s = \sqrt{s^2}$

(s^2 = Varianz) erfolgte nach der Formel:

$$s^2 = \frac{1}{n - 1} \cdot \left[\sum x^2 - \frac{1}{n} \cdot (\sum x)^2 \right]$$

(n = Anzahl der Versuche, x = Prozentzahl der Besuche pro Versuch, Σ = Summe).

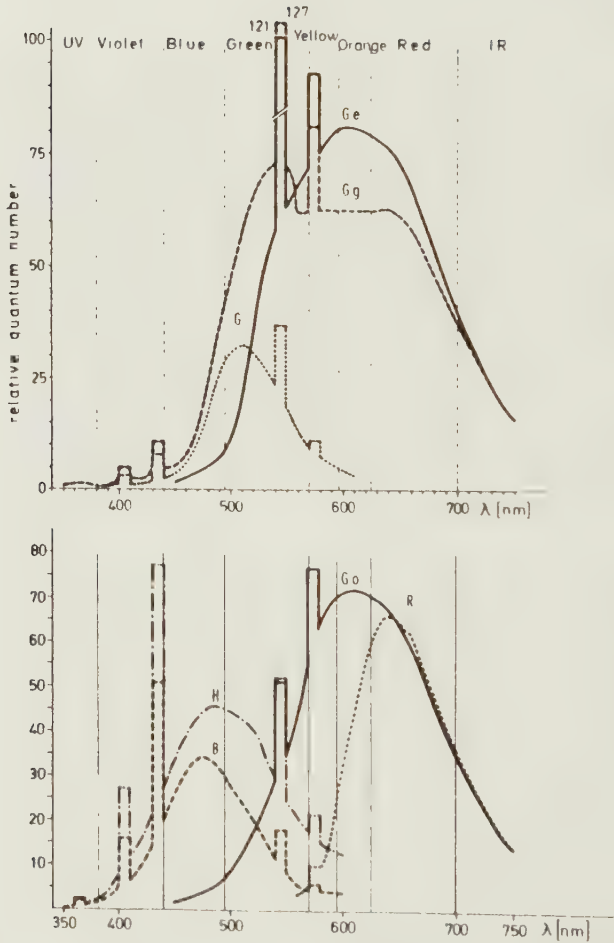


Abb. 1: Funktionen des relativen Quantenniveaus von sieben der verwendeten Farbfolien. Oben: Grün (G), Gelbgrün (Gg), Gelb (Ge). Unten: Rot (R), Blau (B), Goldgelb (Go), Hellblau (H). Ordinate: Relative Quantenzahl. Abszisse: Wellenlänge [nm].

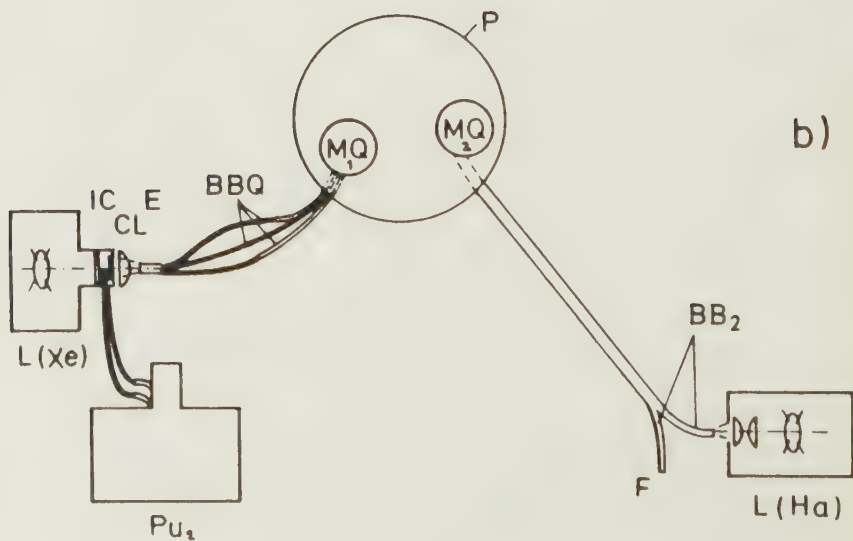
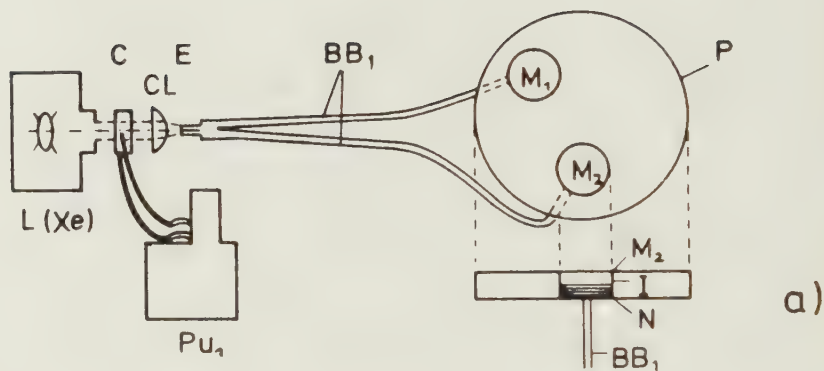
b) Eiablage

Drei Streifen aus PVC-Folien (Gelb, Gelbgrün und Grün) mit je einer Fläche von 272cm^2 wurden auf einen rechteckigen Plexiglasständer geklebt und mit Sinigrinlösung besprüht (ca. $0,03\text{g Sinigrin}/400\text{ml aqua dest.}$). Es handelt sich hierbei um ein Senfölglykosid, das für Cruciferen typisch ist. Diese dienen den Larven von *P. brassicae* als Wirtspflanzen. Die Zahl der abgelegten Eier wurde nach 18 - 20h registriert.

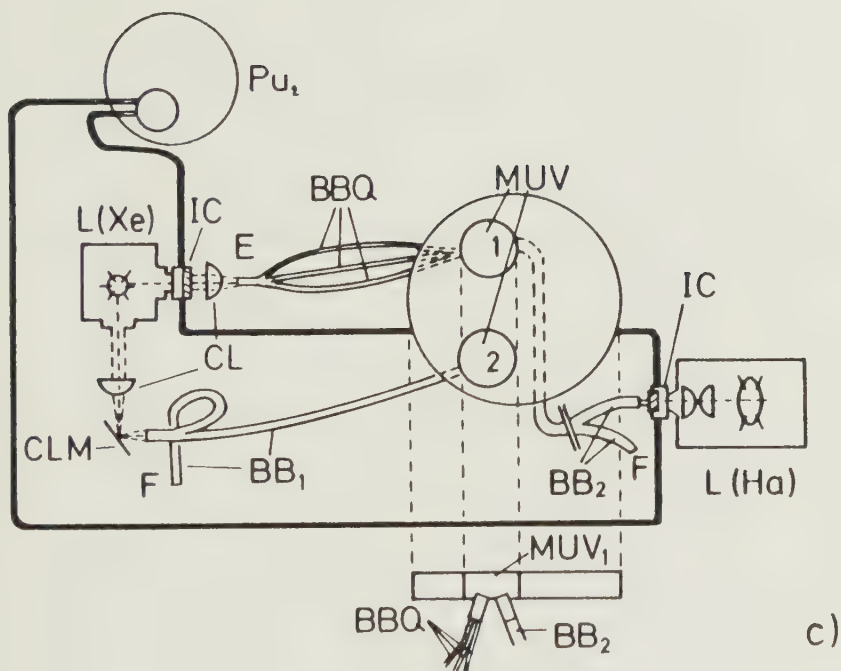
4. Versuchsanordnung für Experimente mit monochromatischen Lichtreizen

a) Wellenlängen über 400nm

Um Versuche mit monochromatischen Spektralfarben von bekanntem Quantenfluß durchzuführen, wurde als Lichtquelle eine Xenon-Hochdrucklampe (XB0, 900 W) von Osram verwendet (L(Xe), Abb. 2). Ein Xenon-Gleichrichter REXA 50 R0Z der Firma Schoeffel gewährleistete von der Wechselstromfrequenz unabhängige, flimmerfreie Lichtreize. Das Licht wurde für Experimente im Spektralbereich über 400nm nach Passieren einer wasserdurchströmten Kühlkuvette (als Wärmefilter; Abb 2a, C) mit einer Quarzsammellinse (Cl) in einen zweiarmligen (weitgehend UV-undurchlässigen) Glasfaserlichtleiter gebündelt (BB_1 ; Länge der Arme 1000 und 600mm, aktiver Durchmesser der Arme 9,2mm, aktiver Durchmesser des gemeinsamen Endes 13mm; wärmebeständig bis 250°C , Fa. Volpi). Die Arme



Legende: bitte umblättern



c)

Abb. 2: Versuchsapparatur für monochromatische Lichtreize.
 a) Sichtbares Licht, b) UV Licht, c) Mischlicht.
 BB_1 , BB_2 : zweiarmlige Glasfaserlichtleiter, BBQ : dreiarmliger Quarzfaserlichtleiter, F : Kuhlkuvette, CL : Quarzplankonvexlinse, CLM : Kahllichtspiegel, E : Lichtleitererzgang, F : freier, in der jeweiligen Anordnung nicht beleuchteter Lichtleiterarm (Lichtleiter für anderes Projekt angeschafft), I : Interferenzfilter, IC : Interferenzfilter in Kuhlkuvette, $L(Ha)$: Halogenleucht Lampe, $L(Xe)$: Xenonlampe (XB0 900), $M_{1,2}$: Plexiglasattscheiben, M_{1Q} , M_{2Q} : Quarzattscheiben, $MUV_{1,2}$: Mattscheiben aus UV-durchlässigem Plexiglas, N : Neutralgraufilter, P : Versuchsplatte, $Pu_{1,2}$: Umwälzpumpen.

beleuchteten zwei Plexiglasmatte-scheiben (M_1 und M_2) mit 5cm Durchmesser, die leicht auswechselbar in eine runde, graue Plasticscheibe eingelassen waren (P: Durchmesser 15cm, Dicke 1cm). Linieninterferenzfilter (I) mit Halbwertsbreiten zwischen 7 und 15nm sowie Neutralgraufilter (N) wurden in den Strahlengang zwischen den Ausgängen des Lichtleiters und den Matte-scheiben eingeführt. Die Matte-scheiben waren mit Blenden aus schwarzer PVC-Folie umgeben, so daß eine beleuchtete Fläche von 3cm Durchmesser entstand.

b) Wellenlängen unter 400nm

Versuche im Spektralbereich unter 400nm ermöglichte die in Abb. 2b dargestellte abgeänderte Apparatur. Eine von zwei Quarzmatte-scheiben (M_1Q) wurde mit den zur Erhöhung der Lichtausbeute in einer Fassung vereinigten Enden eines dreiar-migen Quarzfaserlichtleiters beleuchtet (BBQ). Das jeweilige Interferenzfilter wurde in einer wasser-gekühlten Küvette (IC; nach Raschke 1967) direkt in den Strahlengang der Xenonlampe eingebracht. Die zweite Matte-scheibe (M_2Q) wurde mit einer Halogen-Speziallichtquelle (I (Ha): 250 Watt, stabilisierte Gleichstromversorgung, um auch hier die Flimmerfrequenz des Wechselstroms zu vermeiden, Fa. Volpi) über das gemeinsame Ende eines weiteren (ursprünglich für andere Vorhaben bestimmten) zweiarmigen Glasfaserlichtleiters beleuchtet, dessen einer Arm (F) in dieser Versuchsanordnung ohne Funktion blieb (BB₂: Länge der Arme 300mm, Länge der gemeinsa-

men Strecke 900mm, aktiver Durchmesser der Arme 13mm, aktiver Durchmesser des gemeinsamen Endes 18,4mm, Fa. Volpi). Interferenzfilter (I) und Neutralgraufilter (N) wurden unter M_2Q analog zu M_2 (Abb. 2a) angeordnet. Die hier verwendeten Graufilter bestanden aus Quarzglas.

c) Mischungen von Wellenlängen und Versuche mit Weißlicht

Zur Mischung zweier Spektralfarben wurde ein weiterer Umbau der Apparatur nötig (Abb. 2c). Einerseits mußten die Mattscheiben für eine homogene Mischung der Wellenlängen eine starke Streuung der Lichtreize bewirken, andererseits sollte es auch möglich sein, UV-Licht als Beimischung zu verwenden. Die Plexiglasattscheiben der unter a) beschriebenen Versuchsanordnung waren UV-undurchlässig, die Quarzattscheiben für Versuche mit Wellenlängen unter 400nm erwiesen sich dagegen als zu wenig diffus. Deshalb wurden zwei Scheiben aus UV-durchlässigem Plexiglas (Röhm gs 2058, Dicke 3mm) beidseits mechanisch aufgeraut, bis sie beide Anforderungen erfüllten ($MUV_1,2$). MUV_1 wurde gleichzeitig mit BBQ und BB_2 beleuchtet. Beide Lichtleiter wurden mit Licht aus wassergekühlten Küvetten mit eingebauten Interferenzfiltern gespeist (IC; nach Raschke 1967). Die Enden von BBQ und BB_2 wurden mit ihren Fassungen im Winkel von 18 bzw. 20° (abgestimmt auf den Öffnungswinkel der jeweils verarbeiteten Fasern) so unter MUV_1 befestigt, daß die austretenden Lichtkegel sich auf der Mattscheibe genau überdeckten. MUV_2 wurde mit Hilfe des zweiten

Strahlenganges der Xenonlampe beleuchtet. Dessen Licht wurde mit einer weiteren Quarzsammellinse (Cl) und einem Kaltlichtspiegel (CLM) in den Eingang von BB_1 geleitet. Unter MUV_2 wurden dann entweder analog zu M_2 (s. Abb. 2a) Interferenzfilter (I) und Neutralgraufilter (N) angeordnet oder das Weißlicht der Xenonlampe wurde direkt als Reiz verwendet. Da die Glasfasern von BB_1 für UV-Licht weitgehend undurchlässig waren, handelte es sich hier um ein Weißlicht mit sehr geringem UV-Anteil. Durch Vertauschen von BB_1 und BBQ konnte aber auch Weißlicht mit hohem UV-Anteil geboten werden. In Anlehnung an Daumers (1963) "Weiß ohne UV" (Zinkweiß) und "Weiß mit UV" (Bleiweiß) sollen die beiden Weißlichtarten im folgenden als "Weiß(UV-)" und "Weiß(UV+)" bezeichnet werden.

Es enthielten von $\lambda = 370, 396$ und 447 nm :

Weiß(UV-): 0.5, 13.3 und $90 \mu\text{W}/\text{cm}^2$

Weiß(UV+): 21.7, 86 und $115 \mu\text{W}/\text{cm}^2$.

Für $\lambda = 370 \text{ nm}$ ergibt sich damit bei Weiß(UV-) nach Daten der Fa. Osram im Vergleich mit Tageslicht ein Verhältnis von etwa 1 : 25. Der gleiche Wert wurde bei Vergleichsmessungen mit Weißlicht der Glühfadenlampe der Fa. Volpi (I (Ha), Abb. 2) registriert.

Für Weiß(UV+) beträgt das entsprechende Verhältnis im Vergleich mit Tageslicht dagegen 1,7 : 1.

Demnach unterschieden sich die beiden Weißlichter in ihrem UV-Gehalt wesentlich stärker als die von Daumer (1963, Abb. 11) verwendeten Weißpigmente: $\lambda = 370 \text{ nm}$ wur-

de von "Weiß ohne UV" zu 5%, von "Weiß mit UV" zu 60% remittiert; die Remission für $\lambda = 396\text{nm}$ betrug bei beiden Pigmentfarben 75%.

Bei BB₁ und BB₂, die zunächst für ein anderes Projekt vorgesehen waren, blieb in dieser Versuchsanordnung je ein Arm (f) ohne Funktion.

d) Abgleichung der Quantenflüsse

Die Abgleichung des Quantenflusses der verschiedenen Wellenlängen basierte auf Lichtmessungen mit einem Optometer vom Typ 40 X (United Detector technology). Für dieses Gerät stand ein speziell geeichter Detektor zur Verfügung.

Die Berechnung des Quantenflusses der monochromatischen Lichter beruhte auf folgenden Überlegungen:

Für die wellenlängenabhängige Energie E_λ eines Quants gilt:

$$E_\lambda = h \times \frac{c}{\lambda} = \frac{12,4}{\lambda} \text{ KeV} \quad (h = \text{Plancksches Wirkungsquantum, } c = \text{Lichtgeschwindigkeit, KeV} = \text{Kiloelektronenvolt}).$$

Da 1 Elektronenvolt = $1,6 \times 10^{-19}$ Wattsekunden, ergibt sich:

$$E_\lambda = \frac{19,84}{\lambda} \times 10^{-16} \text{ Wsec/Quant.}$$

Bei einer gegebenen wellenlängenabhängigen Leistung N_λ einer Lichtquelle ergibt sich die Anzahl der pro Sekunde abgestrahlten Quanten n_λ aus dem Quotienten:

$$\frac{N_\lambda}{E_\lambda} = \frac{N_\lambda \times \lambda \times 10^{16}}{19,84} = n_\lambda$$

N_λ wurde mit dem Optometer gemessen. War z.B. für

$$\lambda = 342\text{nm} \quad N_{342} = 24,1\mu\text{W}/\text{cm}^2 = 24,1 \times 10^{-6} \text{ W}/\text{cm}^2,$$

so berechnete sich n_{342} wie folgt:

$$n_{342} = \frac{24,1 \times 10^{-6} \times 342}{19,84 \times 10^{-16} \text{ Wsec}} = 415 \times 10^{10} \text{ Quanten} \times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}.$$

e) Versuchsbedingungen

Nach der Abgleichung wurden mit der Apparatur Spontanwahlversuche durchgeführt. Dabei standen jeweils zwei beleuchtete Mattscheiben zur Auswahl, deren eine mit einem konstanten Vergleichslicht beleuchtet wurde.

Zur Auslösung der Eiablage war es zusätzlich nötig, die Versuchsplatte mit Sinigrinlösung (ca. 0,03g/400ml aqua dest.) zu besprühen. Um möglichst gleichartige Versuchsbedingungen zu erzielen, wurde die Versuchsplatte vor jedem Versuch mit transparenter, selbsthaftender Haushaltsfolie überzogen. Diese wurde nach 4 - 5h abgenommen; die auf ihr abgelegten Eier wurden ausgezählt. Dazu wurde jeder Mattscheibe ein Sektor von 120° auf der Versuchsplatte zugewiesen und auf der Folie markiert. Es wurden pro Versuchsreihe vier Versuche durchgeführt, wobei in jeder Reihe ca. 400 - 1000 Eier abgelegt wurden.

Bei den anderen Verhaltensreaktionen (Nahrungsreaktion, Fronneln, Freiraumreaktion) wurden die Wahlen der Falter in Versuchsreihen mit vier bis zehn Versuchen zu je 50 Besuchen protokolliert. Meist wurden zehn Versu-

che durchgeführt, nur in Ausnahmefällen (sehr unattraktive Wellenlängen) wurde die Zahl der Versuche auf minimal vier reduziert. Die Dauer eines Versuches konnte von 10 Minuten bis zu 100 Minuten betragen. Wichtige Parameter für diese Unterschiede waren dabei die Zahl der Tiere, deren Stimmung (abhängig z.B. bei der Nahrungsreaktion vom Hungerzustand, beim Trommeln und der Eiablage vom Alter der Tiere und von der Eiablage vor dem Versuch zu Zuchtzwecken), die Raumtemperatur und die Attraktivität der gebotenen Wellenlängen. Um zu gewährleisten, daß die Spontanwahlen bei allen Wellenlängen etwaigen Ortseinflüssen in gleichem Maß unterlagen, wurde die Anordnung der beiden Mattscheiben bei Halbzeit jeder Versuchsreihe spiegelbildlich vertauscht. Die Versuche wurden zwischen 10⁰⁰ und 18⁰⁰ unter konstanten Bedingungen im Labor durchgeführt. Die Temperatur betrug 24 - 29°C. Die Raumbelichtung durch eine Leuchtröhre von Philips (11, 40W/33) betrug in Höhe der Versuchsplatte im Käfig 23µW/cm². Das war ein Kompromiß zwischen der unbedingt nötigen Helligkeit, ohne die die Falter keine Aktivität mehr zeigten (weil Tagfalter nur bei guter Beleuchtung, meist im Sonnenlicht, fliegen) und der eigentlich für ein möglichst deutliches Hervortreten der gebotenen Lichtreize angestrebten Dunkelheit. Bei stärkerer Beleuchtung als der oben angegebenen zeigte sich eine sehr störende Weißverhüllung der Lichtreize. Die Mattscheiben reflektierten dann zuviel Weißlicht der Raumbelichtung. Messungen für zwölf

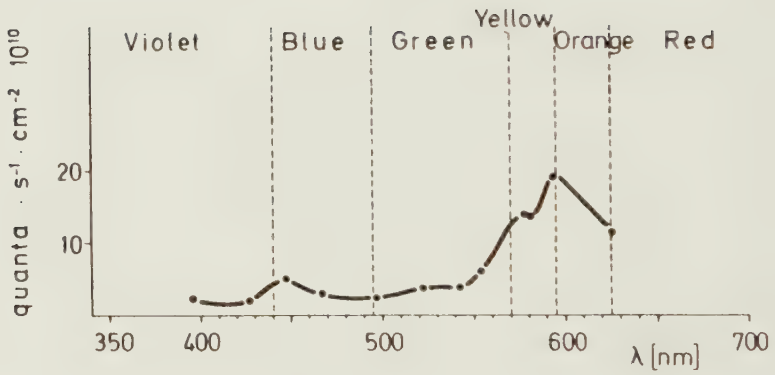


Abb. 3: Reflexionsspektrum des von den Hattischerben reflektierten Streulichts (30cm über der Versuchsplatte). Ordinate: Intensität [Quanten $\times s^{-1} \times cm^{-2} \times 10^{10}$]. Abszisse: Wellenlänge [nm].

Wellenlängen zwischen 396 und 626nm ergaben, daß bei der schließlich gewählten Raumbelichtung von $23\mu\text{W}/\text{cm}^2$ das von den Mattscheiben reflektierte Licht 30cm über der Oberfläche der Versuchsplatte von den jeweiligen Wellenlängen nicht mehr als 1% (höchstens 2×10^{11} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$) der von den monochromatisch beleuchteten Mattscheiben selbst abgestrahlten Intensität enthielt (Abb. 3). Für die Versuche zur Freiraumreaktion erwiesen sich andere Beleuchtungsverhältnisse als geeigneter. Hier wurde die Raumbelichtung durch Verdunkeln des Käfigs auf $1 - 2\mu\text{W}/\text{cm}^2$ gesenkt, da dann die Freiraumreaktion bei Dämmerlicht sehr viel besser von den beleuchteten Mattscheiben ausgelöst wurde. Das Weißlicht der Raumbelichtung stellte nämlich einen starken phototaktisch wirkenden Reiz dar, der die Falter ablenkte. Deswegen mußte hier eine Änderung des sonst konstanten Adaptationszustands der Tiere in Kauf genommen werden.

5. Berechnungsgrundlagen für die Ergebnisse der Versuche mit monochromatischen Lichtreizen

a) Wirksamkeitsspektren und funktionen zur Intensitätsabhängigkeit

Die prozentualen Ergebnisse der Zweierwahlen aus den verschiedenen Versuchsreihen wurden jeweils als Mittelwert mit Standardabweichung berechnet und bei den Farbwahlen auf die Maxima der jeweiligen Funktionsbereiche

normiert. Daraus ergaben sich relative prozentuale Ergebnisse, die in Form von Wirksamkeitsspektren dargestellt wurden (z.B. Abb. 8).

Bei den Versuchen zur Intensitätsabhängigkeit und zur Wirkung von Weißlicht wurden ebenfalls Mittelwerte mit Standardabweichung errechnet, aber ohne Normierung in absoluten prozentualen Werten wiedergegeben (z.B. Abb. 9).

b) Spektrale Empfindlichkeiten

Die Kennlinien, die sich aus den Ergebnissen der Versuche zur Intensitätsabhängigkeit der verschiedenen Verhaltensreaktionen bei einzelnen Wellenlängen darstellen ließen, bildeten die Grundlage für die Berechnung von Funktionen, die den spektralen Empfindlichkeiten der Elektrophysiologie entsprechen. Diese sind nach Menzel (1979) die einzige geeignete Basis, auf der man spektrale Abhängigkeiten von Rezeptoren, Interneuronen oder des ganzen Tieres mit den spektralen Absorptionseigenschaften von Photopigmenten vergleichen kann. Will man die spektrale Empfindlichkeit eines Systems aus Antwort-Intensitäts-Funktionen, d.h. Kennlinien verschiedener Wellenlängen ableiten, muß das Univarianzprinzip erfüllt sein. Es besagt nach Rushton (1972), daß der Output eines Rezeptors nur von der Zahl und nicht von der Art der absorbierten Quanten abhängt. Kennlinien für verschiedene Wellenlängen sollten nach diesem Prinzip parallel verlaufen. Ist dies für verschiedene Antworthöhen, Intensitätsniveaus oder Wellenlängen nicht der Fall, so

spielen andere Faktoren wie z.B. der Einfluß von Schirmpigmenten mit herein. Daher verändert sich die Funktion der spektralen Empfindlichkeit in einem solchen Fall je nach dem gewählten Antwortniveau der verwendeten Kennlinien (Menzel 1979). Da die für die verschiedenen Reaktionen gemessenen Kennlinien nur annähernd parallel verliefen (z.B. Abb. 9, 14, 15, 18, 29), traf das Uninvarianzprinzip auf keine Antworthöhe voll zu. Für die Wahl des Antwortniveaus, das den Funktionen der spektralen Empfindlichkeit zugrundegelegt wurde, wurde deshalb das Kriterium der subjektiv gleichen Helligkeit angewandt. Ausgehend von der Überlegung, daß bei 50% Wahlhäufigkeit im Vergleich mit der konstanten Vergleichswellenlänge alle untersuchten Wellenlängen den Tieren gleich hell erscheinen würden, wurden an den Funktionen der Intensitätsabhängigkeit diejenigen Quantenflüsse abgelesen, bei denen die Tiere die variable und die konstante Wellenlänge gleich oft besuchten. Dazu wurde eine Parallele zur Abszisse auf Höhe des 50%-Antwortniveaus gezogen. An den Schnittpunkten mit den einzelnen Funktionen (= Äquivalenzpunkte, Schümperli 1973) wurden die gesuchten Werte abgelesen (s. z.B. Abb. 9). Aus den reziproken Werten dieser Quantenflüsse ergaben sich die Funktionen der spektralen Empfindlichkeiten. Für die Punkte, die den konstanten Vergleichswellenlängen entsprachen, wurde dabei deren (konstanter) Quantenfluß in den jeweiligen Versuchsreihen zugrundegelegt, da bei diesem 50% Wahlhäufigkeit zu erwarten gewesen

wäre, wenn die variable Wellenlänge identisch mit der konstanten gewesen wäre.

III. Ergebnisse

A. *Pieris brassicae* L.

1. Nahrungsreaktion

a) Vorversuche mit farbfolien

Bei gegebener konstanter Beleuchtung waren die von den Folien remittierten relativen Quantenspektren bekannt (vgl. Abb. 1) und konnten als physikalisch genaue Charakterisierung der Reize in Beziehung zu den Reaktionen der Tiere gesetzt werden. Ein weiterer Aspekt dieser Vorversuche war die Frage, inwieweit Ilse (1928) mit Hering-farbpapieren gewonnenen Ergebnisse reproduzierbar waren. Beobachtungen von Prof. Kolb (persönliche Mitteilung) beim Füttern von *P. brassicae* hatten Hinweise auf eine von Ilse (1928) nicht festgestellte Bevorzugung gelber Farben bei der Nahrungsreaktion ergeben.

Zu diesem Zweck durchgeführte Zweierwahlen mit Grün ($\lambda_{\max}$ ca. bei 510nm), Blau ($\lambda_{\max}$ ca. bei 475nm), Rot ($\lambda_{\max}$ ca. bei 645nm), Purpur ($\lambda_{\max}$ ca. bei 450 und 655nm), Orange ($\lambda_{\max}$ ca. bei 635nm) und Goldgelb ($\lambda_{\max}$ ca. bei 610nm), wobei Gelb ($\lambda_{\max}$ ca. bei 600nm) als konstante Vergleichsfarbe diente, ergaben die in Abb. 4 wiedergegebene Abhängigkeit der Nahrungsreaktion von der relativen Quantenzahl (RNQ) der jeweils verwendeten Folien. Insgesamt wurden hier 6394 Besuche registriert. Es zeigte sich eine signifikante Bevorzugung der Gelb-

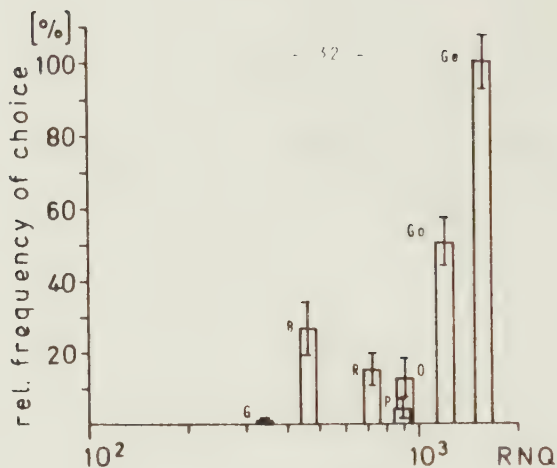


Abb. 4: Nahrungsreaktion auf Farbfolien in Abhängigkeit von der relativen Quantenzahl, *P. brassicae*. Von links nach rechts: Grün (G), Blau (B), Rot (R), Purpur (P), Orange (O), Goldgelb (Go), Gelb (Ge). Ordinate: Relative Wahlhäufigkeit [%], normiert auf Gelb = 100%. Mittelwerte mit Standardabweichung. Abszisse: Relative Quantenzahl (RNQ).

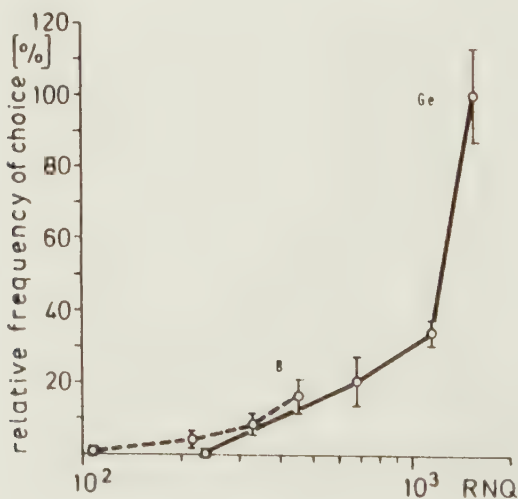


Abb. 5: Intensitätskennlinien der Nahrungsreaktion auf Blau und Gelb, *P. brassicae*. Blaustufen (B): gerissen, Gelbstufen (Ge): durchgezogen. Ordinate: Relative Wahlhäufigkeit [%], normiert auf Gelb = 100%. Mittelwerte mit Standardabweichung. Abszisse: Relative Quantenzahl (RNQ).

folie. Die übrigen Ergebnisse wurden auf dieses Maximum (= 100%) normiert. Auch Goldgelb wurde sehr häufig besucht (50,6%). Diese beiden Folien hatten auch die höchsten relativen Quantenzahlen (Gelb: 1578, Goldgelb: 1208). Orange (12,7%; RNQ 905), Purpur (4,1%; RNQ 890) und Rot (15,2%, RNQ 719) wurden dagegen wesentlich weniger besucht als Blau (26,6%; RNQ 456), obwohl sie eine höhere RNQ aufwiesen als dieses. Bei Grün (0,9%; RNQ 329) wurde praktisch keine Nahrungsreaktion festgestellt.

Mit vier Blau- und vier Gelbabstufungen wurde dann untersucht, inwieweit der Besuch auf diesen Farben von deren Intensität abhängig war. Abb. 5 zeigt einen direkten Zusammenhang zwischen der Besuchshäufigkeit und der RNQ. Ihr liegen insgesamt 1589 Besuche zugrunde. Damit wurde wahrscheinlich, daß die Nahrungsreaktion hauptsächlich von Helligkeitsunterschieden der verwendeten Farbfolien abhing.

Um diese Frage näher zu untersuchen, wurde folgender Versuchsansatz verwendet: Goldgelb wurde zusammen mit einer Reihe aus Schwarz, vier Graustufen und Weiß geboten (Abb. 6). Die RNQ von Goldgelb (1208) lag deutlich unter der von Weiß (2693) und der hellsten Graustufe (2129). Bei überwiegender Helligkeitsunterscheidung wäre eine Bevorzugung von Weiß und der hellsten Graustufe sowie eine Verwechslung von Goldgelb und dem ihm ähnlichsten Grau (RNQ 1026) zu erwarten gewesen. Tatsächlich wurde Goldgelb eindeutig herausgefunden. Dieses Ergebnis basiert auf 852 Besuchen.

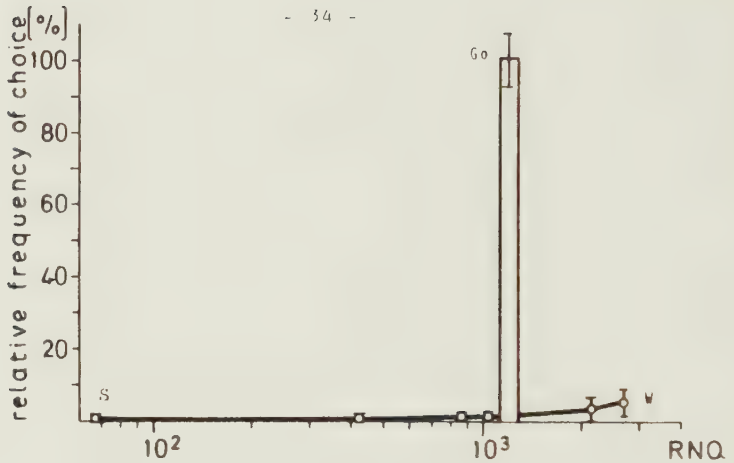


Abb. 6: Nahrungsreaktion auf Goldgelb (Go), Schwarz (S), Weiß (W) und Graustufen, *P. brassicae*. Ordinate: Relative Wahlhäufigkeit [%], normiert auf Goldgelb = 100%. Mittelwerte mit Standardabweichung. Abszisse: Relative Quantenzahl (RNQ).

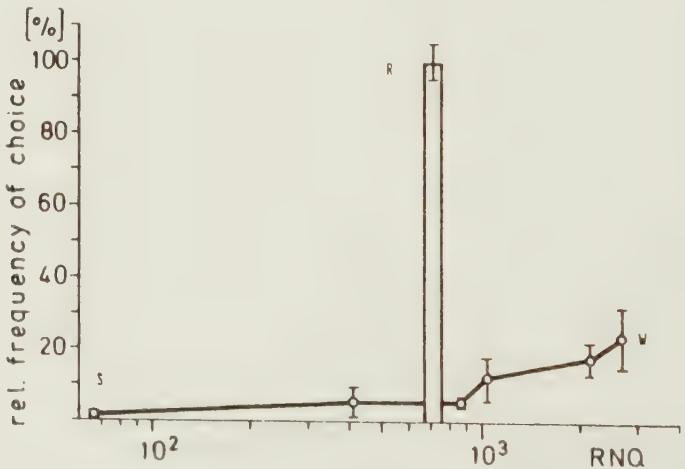


Abb. 7: Nahrungsreaktion auf Rot (R), Schwarz (S), Weiß (W) und Graustufen, *P. brassicae*. Ordinate: Relative Wahlhäufigkeit [%], normiert auf Rot = 100%. Mittelwerte mit Standardabweichung. Abszisse: Relative Quantenzahl (RNQ).

Die gleiche Versuchsanordnung wurde für Rot geboten. Diese Farbe war insofern interessant, als sie von Bienen mit Schwarz und Dunkelgrau verwechselt wurde (v. Frisch 1914). Obwohl Weiß (RNQ 2693) und drei Graustufen (RNQ 2129, 1026, 858) höhere relative Quantenzahlen als das Rot aufwiesen, wurde dieses klar bevorzugt (Abb. 7). Hier wurden insgesamt 640 Besuche gezählt.

b) Spektrale Wirksamkeit quantengleicher monochromatischer Lichtreize

Da die Farbreize, die aus dem von den Farbfolien remittierten Licht resultierten, sehr unterschiedliche Intensitäten aufwiesen und teilweise auch stark in ihrer Bandbreite divergierten (Halbwertsbreite von Gelb z.B. 180nm, von Blau 90nm; s. Abb. 1), mußten exaktere Versuchsbedingungen mit monochromatischen Spektralfarben angestrebt werden. Da der Output eines Rezeptors nur von der Zahl, aber nicht von der Art der absorbierten Quanten abhängt (Univarianzprinzip, Rushton 1972), wurden diese Spektralfarben zur Ausschaltung von Helligkeitsunterschieden zunächst quantengleich abgeglichen. Bei Energieregleichheit würden langwellige Reize wahrscheinlich heller erscheinen, weil sie mehr Quanten enthalten (Hawryshyn 1982). Die Nahrungsreaktion wurde bei 19 Wellenlängen zwischen 352 und 615nm untersucht: 352, 370, 396, 411, 417, 427, 447, 469, 483, 496, 517, 524, 542, 558, 582, 588, 600, 605 und 615nm. Als konstante Vergleichswel-

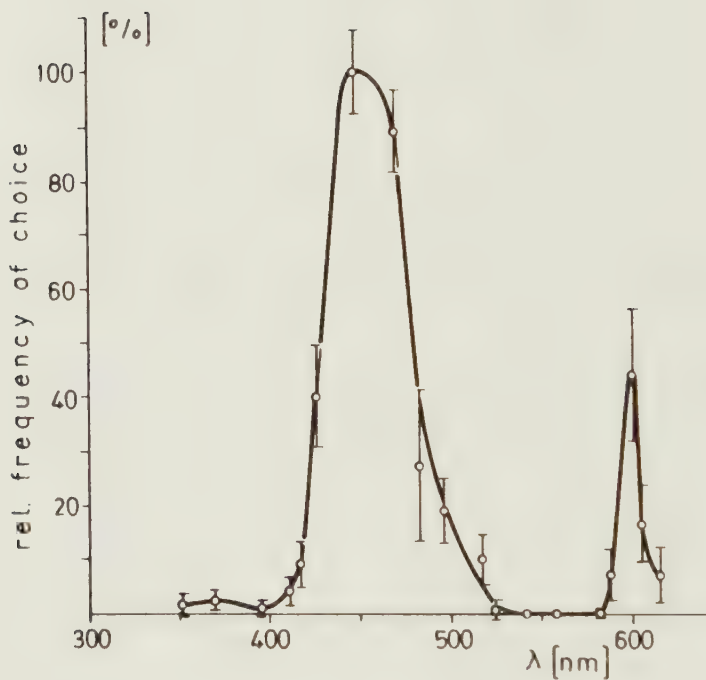


Abb. 8: Spektrale Wirksamkeit der Nahrungselektion, *P. brassicae*. Ordinate: Relative Wahlhäufigkeit [%], normiert auf $\lambda = 447\text{nm} = 100\%$. Mittelwerte mit Standardabweichung. Abszisse: Wellenlänge [nm].

Wellenlänge diente $\lambda = 447\text{nm}$ mit einem Quantenfluß von 3×10^{13} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$. Die anderen Wellenlängen wurden auf dieses Niveau hin abgeglichen. Jede Wellenlänge wurde zusammen mit $\lambda = 447\text{nm}$ geboten (Versuchsapparatur: Abb. 2a). Aus insgesamt 9000 registrierten Zweierwahlen ergab sich nach Normierung auf das Maximum bei $\lambda = 447\text{nm}$ (= 100%) die Funktion der spektralen Wirksamkeit (Abb. 8). Sie zeigt im langwelligen Spektralbereich ein Nebenmaximum bei $\lambda = 600\text{nm}$ (= 44,1% relative Wahlhäufigkeit). Auch bei $\lambda = 370\text{nm}$ läßt sich ein minimaler Anstieg erkennen (2,7%), der aber nicht signifikant vom Verlauf der Funktion abweicht.

c) Versuche zur Intensitätsabhängigkeit

Zur Frage der Intensitätsabhängigkeit der Nahrungsreaktion bei *P. brassicae* und als Grundlage für die Berechnung einer der spektralen Empfindlichkeit in der Elektrophysiologie entsprechenden Funktion (s. Kap. II, 5b) wurden für verschiedene Wellenlängen Intensitäts-Kennlinien gemessen (Abb. 9). Als konstante Vergleichswellenlänge diente hier $\lambda = 496\text{nm}$ (3×10^{13} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$), da nur eine schwach besuchte Wellenlänge genug Spielraum für Intensitätsabstufungen anderer Wellenlängen ließ. Es wurde die Intensitätsabhängigkeit mit folgenden 12 Wellenlängen untersucht: 370, 396, 411, 417, 427, 447, 469, 483, 582, 588, 600 und 615nm. Deren Quantenfluß wurde in verschiedenen Abstufungen variiert (vgl. Abb. 9, Abszisse). Für einige Wellenlängen, ins-

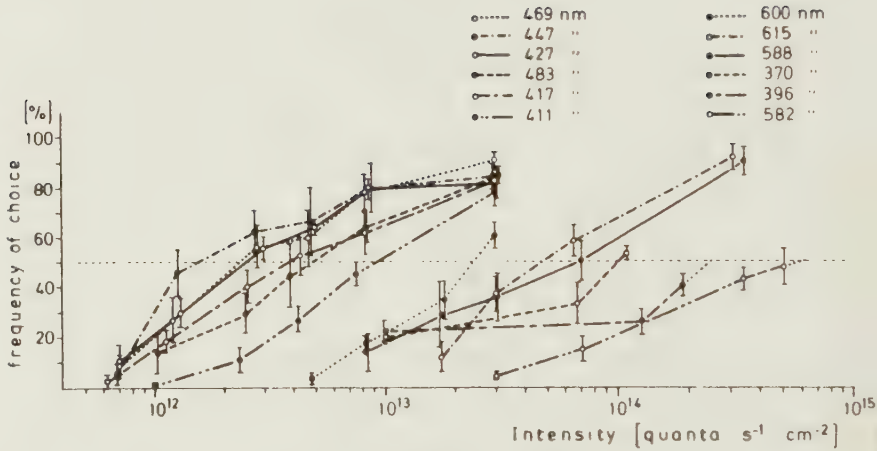


Abb. 9: Intensitätskennlinien der Nahrungsreaktion für zwölf Wellenlängen, *P. brassicae*. Vergleichsreiz: $\lambda = 496 \text{ nm}$ const. 3×10^{13} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$. Ordinate: Absolute Wahlhäufigkeit [%]. Mittelwerte mit Standardabweichung. Abszisse: Intensität [Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$].

besondere die hinsichtlich der Nahrungsreaktion weniger attraktiven, waren dabei nach oben Grenzen gesetzt. Je nach Höhe des Transmissionsgrades der Interferenzfilter und des Emissionsspektrums der Xenonlampe war es z.B. für $\lambda = 396$ und 582nm nicht möglich, eine Intensität zu erzielen, die zu einer Besuchshäufigkeit führte, die der für $\lambda = 496\text{nm}$ gleichkam oder sie übertraf. Für diese beiden Wellenlängen wurde der Kurvenverlauf bis zur Anwerthäufigkeit von 50% extrapoliert. Insgesamt liegen den 12 Funktionen 29250 Besuche zugrunde.

d) Spektrale Empfindlichkeit

Die nach der unter c) erläuterten Methode gemessenen Kennlinien (Abb. 9) waren die Grundlage für die in Abb. 10 dargestellte Funktion der spektralen Empfindlichkeit der Nahrungsreaktion. Wie in Kapitel II, 5b beschrieben, wurde auf der Höhe des 50%-Antwortniveaus eine Gerade durch die Funktionen gelegt (Abb. 9, gerissen). An den Schnittpunkten wurden die Quantenflüsse abgelesen, die bewirkten, daß die variablen Wellenlängen gleich oft wie die konstante Wellenlänge besucht wurden. Die reziproken Werte dieser Quantenflüsse wurden in Abb. 10 zusammen mit den entsprechenden Funktionen für Trommeln, Etablage und Freiraumreaktion graphisch dargestellt. Die Ergebnisse der spektralen Wirksamkeit der Nahrungsreaktion werden mit dieser Methode exakt bestätigt. Auch die Funktion der spektralen Empfindlich-

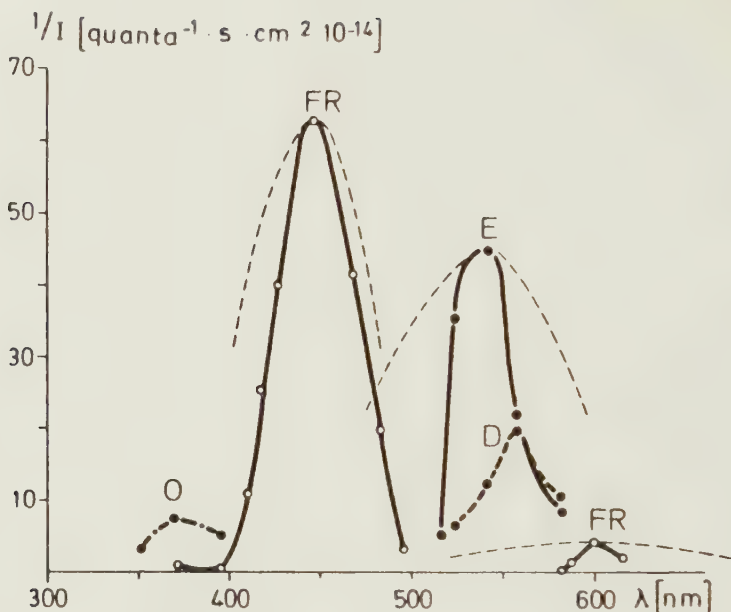


Abb. 10: Spektrale Empfindlichkeiten der Nahrungsreaktion (FR), der Freiraumreaktion (O), der Eiablage (E) und des Fressens (D) *P. brassicae*. Dünne gerissene Funktionen: Absorptionskurven für hypothetische Rhodopsine nach Dartnall (1953). Ordinate: Reziproker Quantenfluß $1/I$ [$\text{Quanten}^{-1} \times \text{s} \times \text{cm}^2 \times 10^{-14}$]. Abszisse: Wellenlänge [nm].

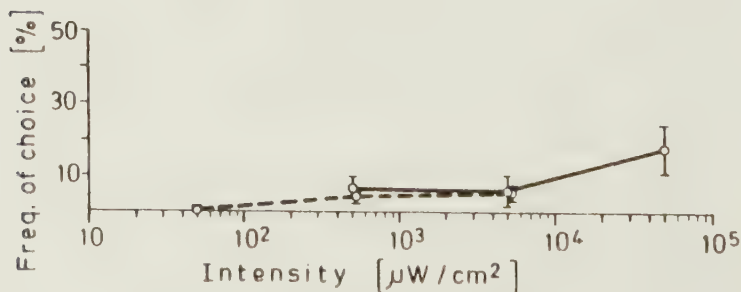


Abb. 11: Intensitätskennlinien der Nahrungsreaktion auf Weißlicht *P. brassicae*. Durchgezogene Funktion: Weiß(UV-), Vergleichsreiz: $\lambda = 447\text{nm}$ const. $41\mu\text{W}/\text{cm}^2$, gerissene Funktion: Weiß(UV+), Vergleichsreiz: $\lambda = 447\text{nm}$ const. $82\mu\text{W}/\text{cm}^2$. Ordinate: Absolute Wahlhäufigkeit [%]. Mittelwerte mit Standardabweichung. Abszisse: Intensität des Weißlichts [$\mu\text{W}/\text{cm}^2$].

lichkeit der Nahrungsreaktion hat zwei Maxima bei $\lambda = 447\text{nm}$ ($63 \text{ Quanten}^{-1} \times \text{s} \times \text{cm}^2 \times 10^{14}$) und 600nm ($4 \text{ Quanten}^{-1} \times \text{s} \times \text{cm}^2 \times 10^{14}$). Ebenso zeigt sich ein minimaler Anstieg bei $\lambda = 370\text{nm}$ ($1 \text{ Quant}^{-1} \times \text{s} \times \text{cm}^2 \times 10^{14}$).

Die für die Maxima der Nahrungsreaktion (und der Eiablage) in Abb. 10 von 50 - 100% Absorption eingezeichneten Absorptionskurven für hypothetische Rhodopsine bei diesen Wellenlängen (dünne gerissene Funktionen nach dem Nomogramm von Dartnall, 1953) sind deutlich breiter als die entsprechenden Empfindlichkeitsfunktionen des Verhaltens, besonders was das Maximum der Nahrungsreaktion bei $\lambda = 600\text{nm}$ betrifft.

e) Nahrungsreaktion auf Weißlicht im Vergleich mit $\lambda = 447\text{nm}$

Die hier beschriebenen Versuche sollten einerseits Aufschluß über die Frage geben, inwieweit die Wahl zwischen einem Weißlichtreiz und einem Blaureiz durch die Helligkeit des Weißlichts beeinflusst wird. Damit sollte entsprechend den Versuchen zur Unterscheidung von Farb- und Grau- bzw. Schwarz- und Weißfolien untersucht werden, ob die Nahrungsreaktion mehr durch eine Helligkeits- oder durch eine Farbunterscheidung gesteuert wird.

Andererseits sollte die Frage geprüft werden, ob das visuelle System von *P. brassicae* Blaulicht eventuell selektiv aus einem Weißlichtreiz herausfiltert, d.h. ob der Blaurezeptor unabhängig von den anderen Rezeptoren arbeitet, was für ein wellenlängenspezifisches Ver-

halten im Sinne Menzels (1979) sprechen würde.

Weiß(UV-)

Dazu wurden zunächst Versuche mit dem Weißlicht der Xenonlampe durchgeführt, das wegen der Transmissionseigenschaften der anfangs verwendeten Glasfaserlichtleiter kaum UV-Anteile enthielt (vgl. Kap. II, 4c). Dieses Weißlicht wurde von 500 über 5000 auf 50000 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ gesteigert, während $\lambda = 447\text{nm}$ mit einer konstanten Intensität von 4 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ geboten wurde. Das entsprach der Hälfte des Abgleichniveaus von 3×10^{13} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$, um mögliche Wirkungen des Weißlichts deutlicher hervortreten zu lassen.

Trotz der hohen Intensitäten wurde das Weißlicht im Vergleich mit $\lambda = 447\text{nm}$ nur zu $6,4 \pm 3,2\%$ (500 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$), $5,6 \pm 4,6\%$ (5000 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$) bzw. $17,2 \pm 6,6\%$ (50000 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$) besucht (Abb. 11, durchgezogene Funktion). Die Gesamtzahl der protokollierten Besuche betrug 750. Der Anteil von $\lambda = 447\text{nm}$ am Weißreiz betrug 9, 90 bzw. 900 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$, so daß der monochromatische Vergleichsreiz bei 5000 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ und 50000 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ ca. um das Zwei- bzw. Zwanzigfache übertraffen wurde.

Weiß(UV+)

Ganz ähnliche Resultate ergaben Versuche mit dem Weißlicht der Xenonlampe, das nach Passieren des Quarzlichtleiters und einer UV-durchlässigen Plexiglasplatte einen hohen Anteil ultravioletter Wellenlängen enthielt (s. Kap. II, 4c). Da der Quarzlichtleiter wegen

seines geringeren Querschnitts lichtschwächer war als die Glasfaserlichtleiter, konnten nur Weißlichtintensitäten von 50, 500 und 5000 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ geboten werden. Als konstantes Vergleichslicht diente auch hier $\lambda = 447\text{nm}$. Seine Intensität betrug 82 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$, was dem Abgleichniveau von 3×10^{13} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$ entsprach. Auch hier löste das Weißlicht im Vergleich mit $\lambda = 447\text{nm}$ nur ganz selten die Nahrungsreaktion aus: zu $0,6 \pm 1\%$ bei 50 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$, zu $4 \pm 1,5\%$ bei 500 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ und zu $5,2 \pm 2\%$ bei 5000 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ (Abb. 11, gerissene Funktion). Jedem Wert liegen 500 Besuche zugrunde, die Gesamtzahl der Besuche betrug also 1500. Der Anteil von $\lambda = 447\text{nm}$ im Weißlicht belief sich auf 1,2, 11,5 bzw. 115 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$. Er lag also bei der höchsten Intensitätsstufe von Weiß über der Intensität des monochromatischen Vergleichslichts. Außerdem enthielt das Weißlicht auch alle anderen Wellenlängen des blauen Spektralbereichs, die auf einen unabhängigen Blaurezeptor einwirken müßten. $\lambda = 447\text{nm}$ wird trotzdem klar vor Weißlicht von viel größerer Helligkeit vorgezogen und offenbar nicht aus dessen Spektrum herausgefiltert. Die Besuchshäufigkeiten für Weiß(UV-) und (UV+) von 500 bzw. 5000 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ sind trotz der unterschiedlichen Intensität des Vergleichsreizes $\lambda = 447\text{nm}$ fast identisch (Abb. 11). Beide Weißlichtarten werden also in Bezug auf die Nahrungsreaktion nicht unterschieden, sondern in gleicher Weise nahezu unbeachtet gelassen. Eine für die Nahrungsreaktion allein ausschlaggebende Helligkeitsbevorzugung wird durch die hier beschrie-

benen Ergebnisse unwahrscheinlich. Zwar ergibt sich eine Intensitätsabhängigkeit der Wirkung des Weißlichts (Abb. 11), doch betrug die Wirkung des lichtschwächeren monochromatischen Vergleichsreizes in jedem Fall mehr als 75%.

f) Dressurversuche

Nach Menzel (1979) sind Dressurversuche für die Beantwortung der Frage, ob ein Tier farbtüchtig ist, am aussagekräftigsten. Daher wurde mit folgendem Versuchansatz die Dressierbarkeit von *P. brassicae* hinsichtlich der Nahrungsreaktion untersucht: Etwa eine Stunde lang wurde eine mit $\lambda = 600\text{nm}$ (3×10^{13} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$) beleuchtete Mattscheibe mit Futter (Honiglösung) geboten. Es wurden dabei 100 Besuche registriert. Dann wurde das mit $\lambda = 600\text{nm}$ quantengleiche Versuchslicht $\lambda = 447\text{nm}$ aufgedeckt und die Mattscheibe mit Futter über dem Dressurlicht gegen eine Mattscheibe ohne Futter ausgetauscht. Anschließend wurde die Wahl der Tiere in zwei aufeinander folgenden Versuchen zu je 50 Besuchen registriert. Der ganze Vorgang wurde zehnmal durchgeführt, so daß insgesamt 2000 Besuche gezählt wurden. Die Häufigkeit der Besuche bei $\lambda = 600\text{nm}$ ($20 \pm 6,2\%$) wurde durch die Dressur im Vergleich zur Spontanwahl ($30,6 \pm 8,4\%$) nicht angehoben. Es zeigte sich sogar eine leichte, aber nicht signifikante Verringerung des Besuchs (Abb. 12).

Da die Falter auf ihren Flügeln mit Filzstift durchnumeriert waren, konnte die Zahl und die Individualität

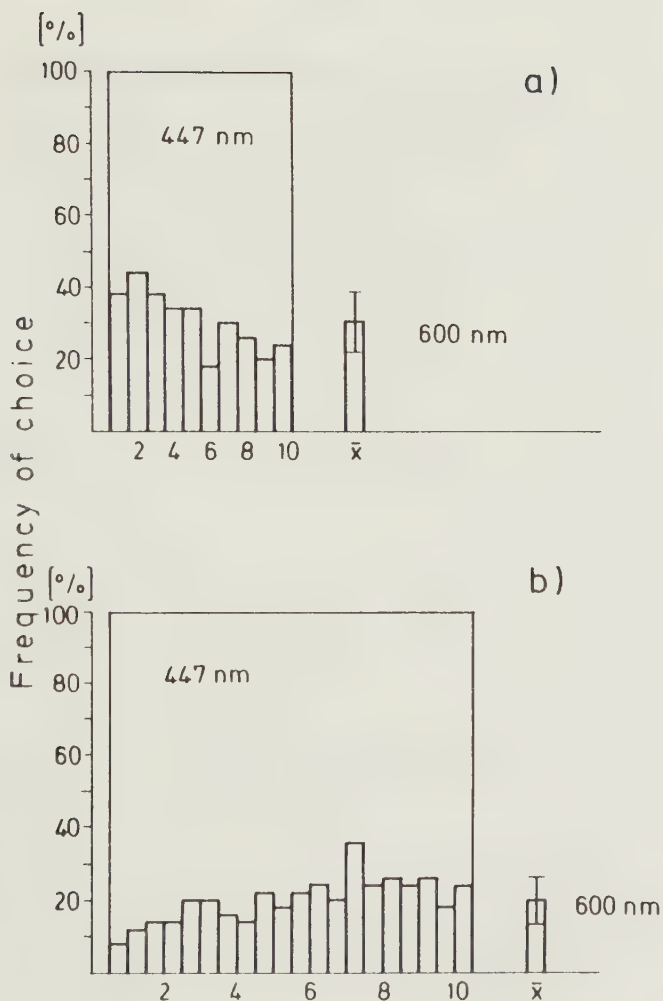


Abb. 12: Dressurversuch zur Nahrungsreaktion auf $\lambda = 600\text{nm}$ im Vergleich mit $\lambda = 447\text{nm}$, *P. brassicae*, a) Spontanwahl, b) Wahl nach versuchter Dressur. Ordinate: Absolute Wahlhäufigkeit [%]. Abszisse: Einzelversuche im Histogramm (Zahlen = Nummern der Einzelversuche). $\bar{x}$: Mittelwerte mit Standardabweichung.

der Tiere dokumentiert werden, die sowohl während der Dressur als auch im anschließenden Test die Dressurwellenlänge besuchten. Von den Faltern, die $\lambda = 600\text{nm}$ im Test besuchten, hatten nur durchschnittlich 30% $\lambda = 600\text{nm}$ auch während der Dressur besucht. 70% der Besuche bei $\lambda = 600\text{nm}$ nach der Dressur waren also Spontanwahlen. Auch dieser Befund läßt keinen Dressurerfolg erkennen.

Einzelversuche (je 100 Dressur- und Testbesuche) mit $\lambda = 417\text{nm}$, 469, 496 und 588nm verliefen ebenfalls ohne Dressurerfolg.

2. Trommeln

a) Spektrale Wirksamkeit quantengleicher monochromatischer Lichtreize

Die für die Nahrungsreaktion gemessene spektrale Wirksamkeit weist im grünen und gelben Spektralbereich ein Minimum auf (Abb. 8, 17). Ob *P. brassicae* auch in diesem Bereich eine Unterscheidung von Wellenlängen zeigt, konnte mit Hilfe des Trommeln getestet werden. Dieses Verhalten wurde bei $\lambda = 517, 524, 542, 558, 582$ und 605nm untersucht. Als konstante Vergleichswellenlänge diente $\lambda = 517\text{nm}$ mit einem Quantenfluß von 2×10^{13} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$, auf den hin die anderen Wellenlängen abgeglichen wurden. Das im Vergleich zur Nahrungsreaktion niedrigere Abgleichniveau wurde gewählt, weil mit derselben Vergleichswellenlänge auch Intensitätskennlinien gemessen werden sollten. Deswegen sollte der Spiel-

raum nach oben für Intensitätsabstufungen der anderen Wellenlängen größer sein als bei der Nahrungsreaktion, um zu vermeiden, daß unter Umständen das 50%-Antwortniveau von einigen Kennlinien nicht erreicht würde. Die Auswertung von insgesamt 2300 Besuchen ergab die auf das Maximum bei $\lambda = 558\text{nm}$ normierte Funktion der spektralen Wirksamkeit (Abb. 13, gerissene Funktion).

b) Versuche zur Intensitätsabhängigkeit

Mit $\lambda = 517\text{nm}$ als konstanter Vergleichswellenlänge (2×10^{13} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$) wurden für $\lambda = 524, 542, 558$ und 582nm Intensitätskennlinien gemessen (Abb. 14). Sie basieren auf jeweils sechs Abstufungen im Bereich zwischen 10^{12} und 3×10^{14} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$. Jeder Kennlinie liegen 3000 Besuche zugrunde, was eine Gesamtzahl von 12000 Besuchen ergibt.

c) Spektrale Empfindlichkeit

Wie bei der Nahrungsreaktion wurde die Funktion der spektralen Empfindlichkeit des Trommelns anhand des 50%-Antwortniveaus der Kennlinien errechnet. Sie ist in Abb. 10 zusammen mit den Funktionen der spektralen Empfindlichkeit der anderen Verhaltensreaktionen dargestellt. Ihr Maximum liegt wie das der spektralen Wirksamkeit des Trommelns bei $\lambda = 558\text{nm}$.

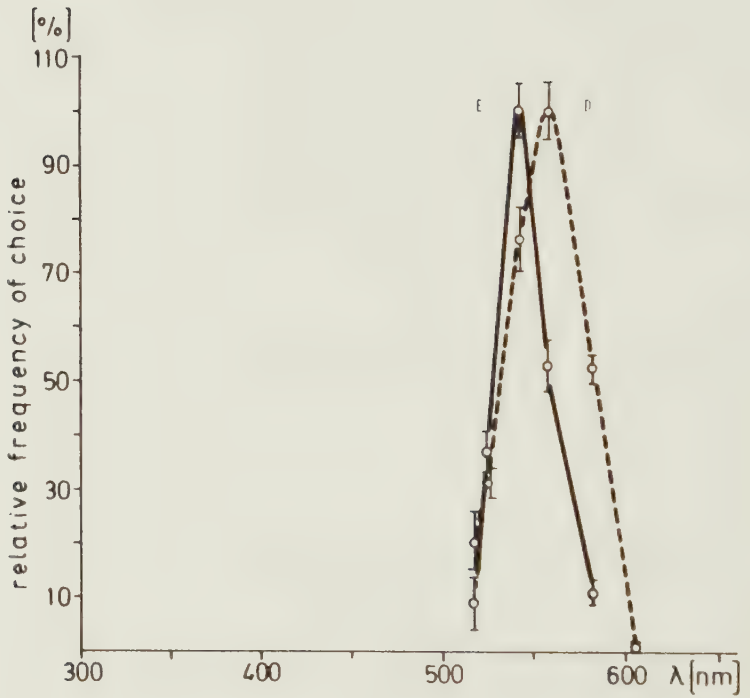


Abb. 13: Spektrale Wirksamkeiten des Trommelus (D) und der Eiablage (E), *P. brassicae*. Ordinate: Relative Wahlbäutigkeit [%], normiert auf die maximal besuchte Wellenlänge (= 100%). Mittelwerte mit Standardabweichung. Abszisse: Wellenlänge [nm].

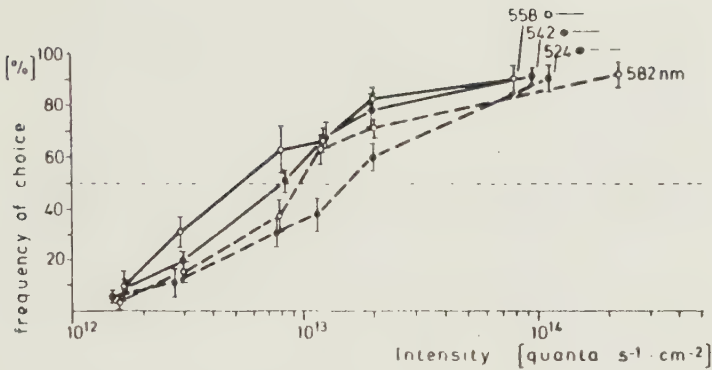


Abb. 14: Intensitätskennlinien des Trommels für vier Wellenlängen, *P. brassicae*. Vergleichsreiz: $\lambda = 517\text{nm}$ const. 2×10^{15} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$. Ordinate: absolute Wahlhäufigkeit [%]. Mittelwerte mit Standardabweichung. Abszisse: Intensität [Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$].

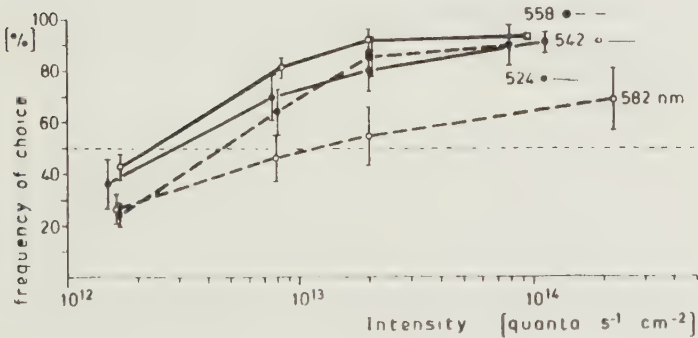


Abb. 15: Intensitätskennlinien der Fiablage für vier Wellenlängen, *P. brassicae*. Vergleichsreiz: $\lambda = 517\text{nm}$ const. 2×10^{13} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$. Ordinate: Absolute Wahlhäufigkeit [%]. Mittelwerte mit Standardabweichung. Abszisse: Intensität [Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$].

- d) Trommeln auf Weißlicht im Vergleich mit monochromatischen Grünreizen

Weiß(UV-)

Zur Wirkung von Weißlicht mit sehr geringem UV-Anteil liegen Versuche an einer Apparatur vor, die gleichzeitig drei Lichtreize bot (Kolb und Scherer 1982, Fig. 8). Sie zeigten, daß Weißlichter von 6, 60 und 600 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ im Vergleich mit $\lambda = 542\text{nm}$ (10 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$) und $\lambda = 554\text{nm}$ (11 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$) nur einen Besuch von 0 ± 0 , $0,2 \pm 0,6$ und $0,2 \pm 0,6\%$ hervorriefen. Von insgesamt 1500 Besuchen wurden nur zwei von weiß beleuchteten Mattscheiben ausgelöst. Die im Weißlicht vorhandenen Anteile der Vergleichswellenlängen betrugen für den Reiz von 600 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ 19 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ für $\lambda = 542\text{nm}$ und 20 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ für $\lambda = 554\text{nm}$. Die Energien der beiden Wellenlängen in diesem Weißreiz waren somit fast doppelt so groß wie die Energien der monochromatischen Lichtreize. Trotzdem wurde Weiß(UV-) nicht beachtet.

Weiß(UV+)

Die Wirkung von Weißlicht mit hohem UV-Anteil wurde auf die gleiche Weise untersucht wie bei der Nahrungsreaktion. Weißlicht der Xenonlampe von 50, 500 und 5000 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ im Vergleich mit $\lambda = 558\text{nm}$ (const. 40 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$, entsprechend dem Abgleichniveau von 2×10^{13} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$) löste kein Trommeln aus. Von 200 Besuchen bei jeder Kombination erfolgte keiner auf Weiß. Alle insgesamt 600 Besuche wurden von $\lambda = 558\text{nm}$ ausgelöst. Die Anteile von $\lambda = 558\text{nm}$ an den Weißlichtreizen betrugen 1,9, 18,6 und 186 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$. $\lambda = 558\text{nm}$ wurde also eindeu-

tig von Weißlicht verschiedener Helligkeit unterschieden und nicht von einem unabhängig arbeitenden Grünrezeptor aus dem Weißlicht herausgefiltert. Diese Ergebnisse stimmen mit den oben besprochenen Resultaten für Weiß(UV-) gut überein. Beide Weißlichtarten werden also auch beim Trommeln nicht unterschieden.

3. Eiablage

a) Vorversuche mit Farbfolien

Da die Grünfolie keine Nahrungsreaktion hervorrief (Abb. 4), grüne und gelbe Spektrallichter aber zum Trommeln besucht wurden (Abb. 13), konnte angenommen werden, daß die Grünfolie geeignet war, die Eiablage auszulösen. Als Vergleichsreize wurden die Gelbfolien sowie eine Gelbgrünfolie geboten. Die relativen Quantenspektren der drei Folien sind in Abb. 1 wiedergegeben. Drei Versuche mit diesen Folien zeigten folgendes Gesamtergebnis:

Grün	5312	Eier
Gelbgrün	351	Eier
Gelb	14	Eier

Obwohl Grün ($\lambda_{\max}$ ca. bei 510nm) die niedrigste relative Quantenzahl aufwies (RNQ 329) wurden dort die meisten Eier abgelegt. Gelbgrün ($\lambda_{\max}$ ca. bei 550nm) mit der RNQ 1643 remittierte sehr weit in den langwelligen Spektralbereich hinein (bis über 700nm hinaus, vgl. Abb. 1), löste aber trotz vergleichbarer RNQ wesentlich öfter

die Eiablage aus als Gelb ($\lambda_{\max}$ ca. bei 600nm; RNQ 1578). Eine alleinige Helligkeitsunterscheidung dürfte also nicht vorliegen.

b) Spektrale Wirksamkeit quantengleicher monochromatischer Lichtreize

Auch die Eiablage lieferte ein Kriterium für die Unterscheidungs-fähigkeit von *P. brassicae* für Wellenlängen im grünen und gelben Spektralbereich. Wie beim Trommeln wurden die Wellenlängen $\lambda = 517, 524, 542, 558$ und 582nm getestet. Als konstante Vergleichswellenlänge diente auch hier $\lambda = 517\text{nm}$ (2×10^{13} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$). Überraschend ergab sich ein im Vergleich zum Trommeln signifikant anderer Verlauf der spektralen Wirksamkeitsfunktion (Abb. 13). Das Maximum dieser funktion lag nicht wie das des Trommelns bei $\lambda = 558\text{nm}$, sondern bei $\lambda = 542\text{nm}$. Insgesamt wurden hier 2401 Eier abgelegt.

c) Versuche zur Intensitätsabhängigkeit

Mit $\lambda = 517\text{nm}$ als konstanter Vergleichswellenlänge wurden wie beim Trommeln für $\lambda = 524, 542, 558$ und 582nm Intensitätskennlinien gemessen (Abb. 15). Ihnen liegen je vier Abstufungen zwischen 10^{12} und 3×10^{14} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$ sowie insgesamt 10023 abgelegte Eier zugrunde.

d) Spektrale Empfindlichkeit

Die aufgrund der 50%-Anworthöhe der Kennlinien errechnete Funktion der spektralen Empfindlichkeit der Eiablage ist in Abb. 10 zusammen mit den spektralen Empfindlichkeiten von Nahrungsreaktion, Trommeln und Freiraumreaktion dargestellt. Es sind deutliche Unterschiede zur entsprechenden Funktion des Trommels zu erkennen. Das Maximum liegt wie das der spektralen Wirksamkeit der Eiablage bei 542nm und damit weiter links als das des Trommels. Außerdem liegt es deutlich höher ($45 \text{ Quanten}^{-1} \times \text{s} \times \text{cm}^2 \times 10^{-14}$) als das des Trommels ($19 \text{ Quanten}^{-1} \times \text{s} \times \text{cm}^2 \times 10^{-14}$). Die verschiedene Lage der Maxima bei der spektralen Wirksamkeit von Eiablage und Trommeln (Abb. 13) wird also durch diese Messungen bestätigt und abgesichert.

e) Eiablage auf Weißlicht im Vergleich mit monochromatischen Grünreizen

Weiß(UV)-

Auch hier liegen wie beim Trommeln Ergebnisse von Versuchen an einer Apparatur mit drei gleichzeitig gegebenen Lichtreizen vor (Kolb und Scherer 1982, Fig. 4). Weißlichter von 6, 60 und $600 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ lösten nur $3,3 \pm 1,5$, $1,1 \pm 1,1$ sowie $3,5 \pm 1,5\%$ der Eiablage aus. Die Vergleichswellenlängen und deren Energien waren die gleichen wie beim Trommeln (Kap. III A, 2d). Insgesamt wurden 4860 Eier abgelegt.

Weiß(UV+)

Wie beim Trommeln wurde Weißlicht mit hohem UV-Anteil auch bei der Eiablage nicht beachtet, obwohl die drei Weißintensitäten 50, 500 und 5000 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ z.T. hohe Anteile der Vergleichswellenlänge $\lambda = 542\text{nm}$ (const. 36 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$, entsprechend dem Abgleichniveau von 2×10^{13} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$) aufwiesen. Die Höhe der Anteile betrug 1.7, 16.7 und 166.7 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$, so daß der monochromatische Reiz schließlich weit übertroffen wurde. Von insgesamt 2813 abgelegten Eiern wurden nur sechs auf den drei Weißintensitäten abgelegt (zwei bei 50, drei bei 500 und eins bei 5000 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$), so daß eine reine Heligkeitsbevorzugung ebenso wie das Herausfiltern des Grünanteils aus dem Weißlicht durch einen unabhängig arbeitenden Grünrezeptor ausgeschlossen werden kann. Auch bei der Eiablage wird Weißlicht also unabhängig von seinem UV-Anteil und von hohen Intensitäten nicht beachtet.

4. Freiraumreaktion

a) Spektrale Wirksamkeit quantengleicher monochromatischer Lichtreize

Bienen, Fliegen und viele andere Insekten sind für UV-Licht 2 - 100mal empfindlicher als für grünes Licht (Menzel 1979). Auch Mazokhin-Porshnyakov (1969) und Mikkola (1972) fanden bei Versuchen mit Lichtfallen, daß kurzwellige Strahlung die meisten Insekten anlockt.

UV-Sehfarbstoffe wurden bei Insekten mit elektrophysiologischen und mikrophotometrischen Methoden ebenfalls schon nachgewiesen (Walther und Dodt 1957, Gogola et al. 1970, Schwemer et al. 1971). Daher war die Frage nach einer Verhaltensreaktion von *P. brassicae* auf UV-Reize von großem Interesse. Da es die Versuchsanordnung zu Beginn der Arbeit noch nicht ermöglichte, monochromatische UV-Reize zu bieten, wurden zur vorläufigen Orientierung qualitative Beobachtungen mit einer UV-Lampe angestellt (Universal UV Lampe TL 900; fa. Camag), die dankenswerterweise aus der Abteilung von Prof. Linzen entliehen werden konnte. Diese Lampe verfügt über zwei verschiedene Leuchtröhren, deren Emissionsmaxima vom Hersteller mit 350 bzw. 254nm angegeben werden. Beide Röhren riefen bei *P. brassicae* eine heftige Reaktion hervor, die im Kapitel II, 2 beschriebene Freiraumreaktion.

Zur genaueren spektralen Analyse der Freiraumreaktion wurde dann der in Kapitel II, 4b beschriebene Umbau der Versuchsanordnung vorgenommen. Für *P. brassicae* wurde die Freiraumreaktion bei folgenden zehn Wellenlängen untersucht: 321, 342, 352, 370, 396, 411, 427, 447, 501 und 605nm. Als konstante Vergleichswellenlänge diente $\lambda = 396\text{nm}$ mit einem Quantenfluß von 2×10^{13} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$. Es mußte hier ein niedrigeres Abgleichniveau als bei der Nahrungsreaktion gewählt werden, weil für die Beleuchtung einer der beiden Mattscheiben mit der Vergleichswellenlänge nur ein Glasfaserlichtleiter

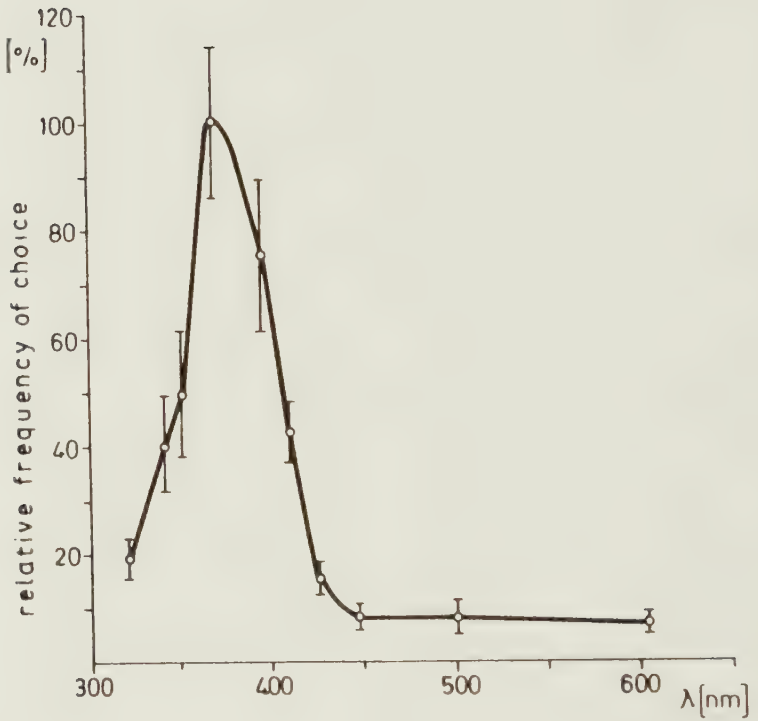


Abb. 16: Spektrale Wirksamkeit der Freiraumreaktion, *P. brassicae*. Ordinate: Relative Wahlhäufigkeit [%], normiert auf $\lambda = 370\text{nm} = 100\%$. Mittelwerte mit Standardabweichung. Abszisse: Wellenlänge [nm].

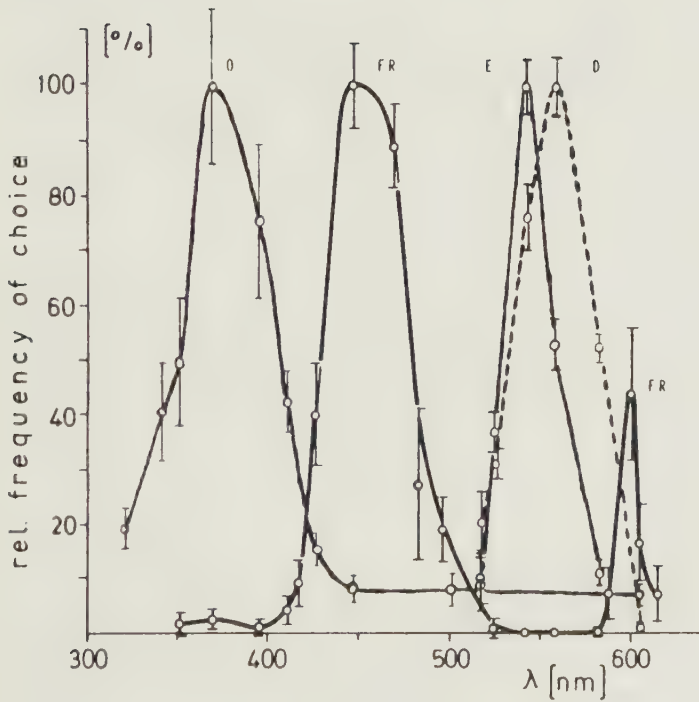


Abb. 17: Spektrale Wirksamkeiten der Nahrungsreaktion (FR), der Freiraumreaktion (O), der Erablage (E) und des Frohmels (D), *P. brassicae*. Zusammenfassung der Abb. 8, 13, 16 zur besseren Übersicht und zum Vergleich der Spektralbereiche des Verhaltens. Ordinate: Relative Wahlhäufigkeit [%], normiert auf die maximal besuchte Wellenlänge (= 100%). Abszisse: Wellenlänge [nm].

mit geringer UV-Transmission zur Verfügung stand (Abb. 2b; BB_2).

Die Auswertung von 3000 Zweierwahlen führte zur Funktion der spektralen Wirksamkeit bei der Freiraumreaktion (Abb. 16). Ihr Maximum liegt bei $\lambda = 370\text{nm}$. Auf dieses Maximum wurden die Ergebnisse normiert.

b) Versuche zur Intensitätsabhängigkeit

Als konstante Vergleichswellenlänge diente hier zunächst $\lambda = 427\text{nm}$ (2×10^{13} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$). Da diese Wellenlänge nur sehr selten besucht wurde, mußte nach den Messungen für $\lambda = 370\text{nm}$ aus Zeitgründen auf eine andere Vergleichswellenlänge ausgewichen werden. Mit $\lambda = 396\text{nm}$ (2×10^{13} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$) wurden für $\lambda = 370$ und 352nm Kennlinien im Bereich von 10^{12} bis 10^{14} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$ erstellt (Abb. 18). Sie beruhen jeweils auf fünf Meßpunkten. Insgesamt wurden 8000 Besuche ausgewertet. Da auch die Versuche mit $\lambda = 396\text{nm}$ sehr langsam abliefen, konnten nur diese zwei Kennlinien gemessen werden.

c) Spektrale Empfindlichkeit

Das 50%-Antwortniveau der beiden Kennlinien für $\lambda = 352$ und 370nm (Abb. 18) sowie das Abgleichniveau für $\lambda = 396\text{nm}$ (2×10^{13} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$; Erläuterung s. Kap. II, 5b) lieferten die Grundlage für eine annähernde Funktion der spektralen Empfindlichkeit der Freiraum-

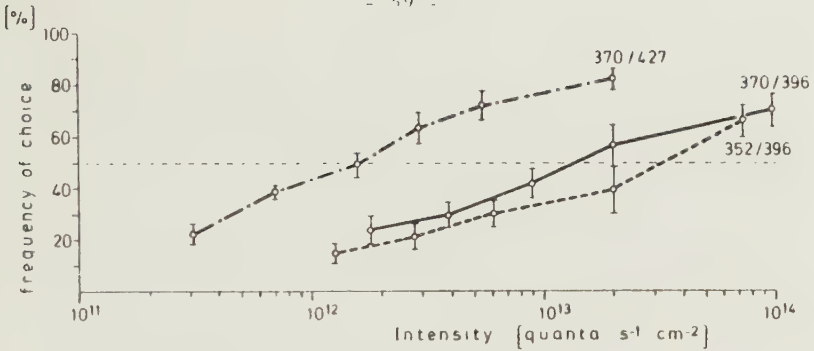


Abb. 18: Intensitätskennlinien der Freiraumreaktion für $\lambda = 370$ und 352 nm , *P. brassicae*. Vergleichsreiz: $\lambda = 427$ bzw. 396 nm const. $2 \times 10^{15} \text{ Quanten} \times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$. Ordinate: Absolute Wahlhäufigkeit [%]. Mittelwerte mit Standardabweichung. Abszisse: Intensität [$\text{Quanten} \times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$].

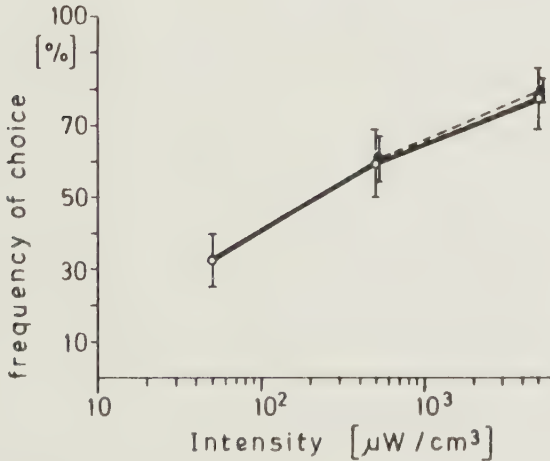


Abb. 19: Intensitätskennlinien der Freiraumreaktion auf Weiß(UV+) im Vergleich mit $\lambda = 396 \text{ nm}$ und mit Weiß(UV-), *P. brassicae*. Durchgezogene Funktion: Vergleichsreiz: $\lambda = 396 \text{ nm}$ const. $43 \mu\text{W/cm}^2$, gerissene Funktion: Vergleichsreiz: Weiß(UV-) const. $5000 \mu\text{W/cm}^2$. Ordinate: Absolute Wahlhäufigkeit [%]. Abszisse: Intensität des Weiß(UV+) [$\mu\text{W/cm}^2$].

reaktion (Abb. 10: 0). Trotz der wenigen Werte ist zu erkennen, daß ihr Maximum wie das der spektralen Wirksamkeit bei $\lambda = 370\text{nm}$ liegt.

- d) Freiraumreaktion auf Weiß(UV+) im Vergleich mit $\lambda = 396\text{nm}$ und mit Weiß(UV-)

Menzel (1979) schlägt als grundlegenden Dualismus im visuellen System von Evertabraten mit wellenlängenspezifischem Verhalten das Unterscheidungsvermögen zwischen UV ($\lambda < 400\text{nm}$) und sichtbarem Licht ($\lambda > 400\text{nm}$) vor. Für die Frage, ob *P. brassicae* zu diesen Tieren ohne echtes Farbsehen gehört, war es deshalb von besonderem Interesse, wie die Falter hinsichtlich der von UV-Licht gesteuerten Freiraumreaktion auf Weißlicht mit hohem und sehr niedrigem UV-Anteil reagieren würden.

Anders als bei der Nahrungsreaktion, dem Trommeln und der Eiablage wurde dazu Weiß(UV+) in seiner Wirkung zunächst mit $\lambda = 396\text{nm}$ und dann direkt mit Weiß(UV-) verglichen. Bei den anderen Verhaltensreaktionen waren im Gegensatz dazu beide Weißlichtarten mit den jeweils maximal besuchten Wellenlängen verglichen worden.

Vergleich mit $\lambda = 396\text{nm}$

Weiß(UV+) (vgl. Kap. II, 4c) wurde mit einer Intensität von 50, 500 und $5000\mu\text{W}/\text{cm}^2$ geboten. Als konstantes Vergleichslicht diente $\lambda = 396\text{nm}$ mit einer Intensität von $43\mu\text{W}/\text{cm}^2$ (das entspricht dem Abgleichniveau der vorangegangenen Versuchsreihen von 2×10^{13} Quanten $\times \text{s}^{-1}$

$\times \text{cm}^{-2}$). Der Anteil dieser Wellenlänge an den Weißlichtern betrug 0,9, 8,6 und $86 \mu\text{W}/\text{cm}^2$. $\lambda = 370\text{nm}$ (das Maximum der Freiraumreaktion) konnte als Vergleichslicht nicht verwendet werden, da nur ein Quarzlichtleiter zur Verfügung stand. $\lambda = 396\text{nm}$ war die einzige Wellenlänge des UV-Bereichs, die mit einem Glasfaserlichtleiter in ausreichender Intensität geboten werden konnte. Es wurden insgesamt 1500 Besuche registriert.

Abb. 19 (durchgezogene Funktion) zeigt, daß ganz anders als bei Nahrungsreaktion, Trommeln und Eiablage Weiß(UV+) für die Freiraumreaktion sehr wirksam ist. Sogar das Weißlicht von nur $50 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ löste im Vergleich zu $\lambda = 396\text{nm}$ noch ein Drittel der Besuche aus ($32,4 \pm 7,4\%$). Auf Weiß(UV+) = $500 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ entfielen $59,2 \pm 9,4\%$ und auf Weiß(UV+) = $5000 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ $77,4 \pm 8,4\%$ der Besuche.

Vergleich mit Weiß(UV-)

Weiß(UV+) wurde hier mit einer Intensität von 500 bzw. $5000 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ geboten. Als konstantes Vergleichslicht diente Weiß(UV-) (vgl. Kap. II, 4c) von $5000 \mu\text{W}/\text{cm}^2$. Es ergaben sich nahezu identische Resultate (Abb. 19, gestrichelte Funktion) wie beim Vergleich mit $\lambda = 396\text{nm}$. Die Weißlichter mit hohem UV-Anteil wurden wie dort deutlich vorgezogen ($60,2 \pm 6\%$ bzw. $79,6 \pm 3,6\%$ des Besuchs). Den Ergebnissen liegen je 500, zusammen also 1000 Zweierwahlen zugrunde.

Die Wirkung von Weiß(UV+) übertrifft also bei den gewählten Intensitäten in gleichem Maß diejenige von λ

= 396nm wie die von Weiß(UV-). Das bedeutet, daß Weiß(UV-) für die Freiraumreaktion auch bei gleicher Intensität weniger wirksam ist als Weiß(UV+).

Da der Anteil von $\lambda = 396\text{nm}$ am Weiß(UV-) = $5000\mu\text{W}/\text{cm}^2$ nur $13.3\mu\text{W}/\text{cm}^2$ betrug (s. Kap. II, 4c), war er kleiner als im Weiß(UV+) = $5000\mu\text{W}/\text{cm}^2$ ($86\mu\text{W}/\text{cm}^2$), aber größer als im Weiß(UV+) = $500\mu\text{W}/\text{cm}^2$ ($8.6\mu\text{W}/\text{cm}^2$). Dazu muß jedoch berücksichtigt werden, daß kürzere Wellenlängen als $\lambda = 396\text{nm}$ zu noch wesentlich geringeren Anteilen als $\lambda = 396\text{nm}$ im Weiß(UV-) = $5000\mu\text{W}/\text{cm}^2$ enthalten waren. $\lambda = 370\text{nm}$ war hier mit $0.5\mu\text{W}/\text{cm}^2$ vertreten (vgl. Kap. II, 4c), während es in Weiß(UV+) = $5000\mu\text{W}/\text{cm}^2$ einen Anteil von $21.7\mu\text{W}/\text{cm}^2$ hatte und in Weiß(UV+) = $500\mu\text{W}/\text{cm}^2$ $2.2\mu\text{W}/\text{cm}^2$ ausmachte. Das heißt, daß der Gesamtanteil von kurzwelligem UV-Licht im Weiß(UV+) = $500\mu\text{W}/\text{cm}^2$ größer gewesen sein muß als in Weiß(UV-) = $5000\mu\text{W}/\text{cm}^2$.

Somit könnte die Bevorzugung des ersteren mit einer selektiven Auswahl von UV-Licht aus dem Weißlicht erklärt werden. Andererseits löst Weiß(UV-) bei den hier untersuchten Intensitäten in etwa dem gleichen Maß wie $\lambda = 396\text{nm}$ die Freiraumreaktion aus (Abb. 19).

5. Mischungen von Wellenlängen

Die für eine Mischung zunächst interessantesten Farben waren Purpurfarben, d.h. solche Farben, die im Spektrum selbst nicht vorkommen, sondern eine Mischung aus Farben darstellen, die an den Enden des für das untersuchte Objekt wirk-

samen Spektrums liegen. Für den Menschen sind das Violett und Rot, für die Biene UV und Gelb (Daumer 1956). Die Existenz solcher Mischfarben von eigener Farbqualität für eine Tierart spricht gegen ein rein wellenlängenspezifisches Verhalten, da Informationen verschiedener Rezeptoren zusammenwirken. Anhand verschiedener Mischungen von Wellenlängen sollte an *P. brassicae* unter anderem untersucht werden, ob ein dem von Daumer (1956) gefundenen Bienenpurpur (eine Mischung von $\lambda = 360$ und 588nm) analoger "Kohlweißlingspurpur" existiert. Zudem stellte sich die Frage, ob die von Ilse (1928) gefundene Vorliebe von *P. brassicae* für "Menschenpurpur" (Violett und Rot) hier bestätigt werden könnte, die bei den Vorversuchen mit Farbfolien nicht auftrat (Kap. III A, 1a). Außerdem wurden von den Ergebnissen Rückschlüsse auf die Frage erwartet, ob eine Verrechnung von Reizen stattfindet, die auf die Zusammenarbeit verschiedener Rezeptoren hindeuten könnte.

Es wurden *P. brassicae* drei verschiedene Mischungen von Farbreizen geboten: $600 + 447\text{nm}$ ("Purpur", vergleichbar dem Purpur von Ilse (1928)), $600 + 558\text{nm}$ und $600 + 370\text{nm}$ (hypothetischer Kohlweißlingspurpur, d.h. Wellenlängen von den Enden des für *P. brassicae* wirksamen Spektrums). Bei der ersten handelt es sich um die Mischung der beiden Maxima der Nahrungsreaktion. Bei der zweiten und dritten Mischung wurde das Nebenmaximum der Nahrungsreaktion mit dem Maximum des Trommelns bzw. der Freiraumreaktion gemischt. Als konstante Vergleichswellenlänge diente in allen Fällen $\lambda = 427\text{nm}$ (3×10^{13} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$; Abgleichs-

veau der Versuche zur spektralen Wirksamkeit). Die beiden Mischlichter wurden je auf $1,5 \times 10^{13}$ Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$ abgeglichen, damit die Mischung den gleichen Quantenfluß aufwies wie die Vergleichswellenlänge. Die Mischlichter wurden einzeln und als Mischung in ihrer Wirksamkeit getestet. Zur Nahrungsreaktion wurden bei der Mischung von $\lambda = 600$ und 447nm pro Versuchsreihe 500 Besuche, insgesamt also 1500 protokolliert. Bei der Mischung von $\lambda = 600$ und 370nm waren es für die Versuchsreihen "600nm allein" und "600 + 370nm" je 500 Besuche, für die Versuchsreihe "370nm allein" 200 Besuche. Bei der Mischung von $\lambda = 600$ und 558nm wurden für "600nm allein" und "600 + 558nm" je 500 Besuche registriert, für "558nm" allein deren 200. Diese geringere Besuchszahl hatte wie bei "370nm allein" ihren Grund darin, daß beide Wellenlängen (wie auch die Vergleichswellenlänge $\lambda = 427\text{nm}$) nur sehr selten eine Nahrungsreaktion auslösten.

Die Mischung der beiden Maxima der Nahrungsreaktion $\lambda = 447$ und 600nm löste die gleiche Besuchshäufigkeit aus wie der Blaureiz $\lambda = 447\text{nm}$ allein, obwohl sie einen doppelt so hohen Quantenfluß aufwies (Abb. 20 links). "Purpur" wirkte also zwar ähnlich wie bei Ilse (1928) als Auslöser für die Nahrungsreaktion, aber genauso wie seine Blaukomponente allein.

Ein ähnliches Resultat ergab sich für die Mischung von $\lambda = 600$ und 370nm (Abb. 20 rechts). Sie wurde genauso häufig besucht wie $\lambda = 600\text{nm}$ allein. Allerdings löste sie in geringem Umfang auch die Freiraumreaktion aus. Aus hier-

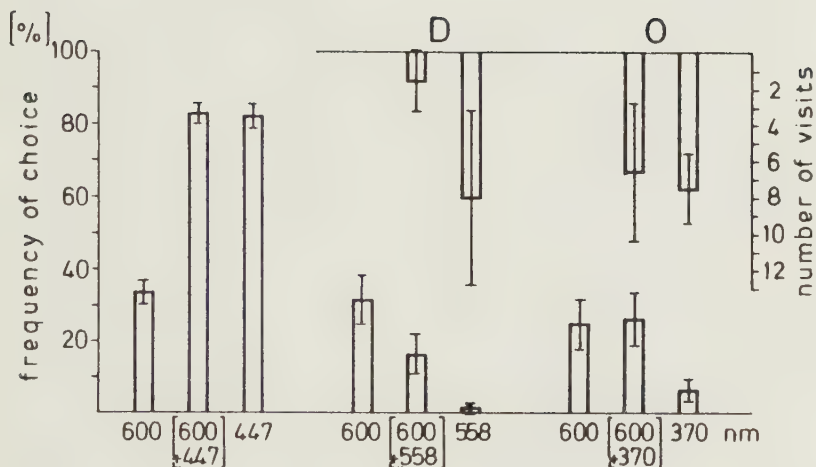


Abb. 20: Wirkung der Mischungen von Wellenlängen, *P. brassicae*.
 Unten: Nahrungsreaktion auf Mischungen von $\lambda = 600\text{nm}$ mit $\lambda = 447$,
 558 und 370nm (3×10^{15} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$) und auf den ein-
 zelnen Wellenlängen allein ($1,5 \times 10^{15}$ Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$).
 Vergleichsreiz: $\lambda = 427\text{nm}$ const. 3×10^{15} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$.
 Ordinate: Absolute Wahlhäufigkeit [%], Mittelwerte mit Standard-
 abweichung. Abszisse: Wellenlängen bzw. deren Mischungen.
 Oben: Trommeln (D) und Freiraumreaktion (O) auf den an der Abszis-
 se angegebenen Wellenlängen bzw. Mischungen. Ordinate: Absolu-
 te Zahl der Besuche, Mittelwerte mit Standardabweichung. Abszis-
 se: Wellenlängen bzw. Mischungen.

zu gleichzeitig protokollierten Werten geht hervor, daß die Mischung der beiden Wellenlängen auch für die Freiraumreaktion nahezu gleiche Besuchshäufigkeiten ergab wie das Maximum der Freiraumreaktion ($\lambda = 370\text{nm}$) allein (Abb. 20, oben rechts: 0). Wegen der im Vergleich zur Nahrungsreaktion geringeren und nicht normierbaren Anzahl der registrierten Besuche ($600 + 370\text{nm}$: durchschnittlich $6,6 \pm 3,8$ Besuche pro Versuch, insgesamt 66; 370nm : durchschnittlich $7,5 \pm 1,9$ Besuche pro Versuch, insgesamt 30) mußte für die Darstellung der Freiraumreaktion eine andere Dimension der Ordinate gewählt werden als bei der Nahrungsreaktion. Es wurde direkt die Zahl der Besuche aufgetragen. Diese Mischung hat keine eigene Farbqualität ("Kohlweißlingspurpur") für *P. brassicae*. Die Verarbeitung von Rot- und UV-Reizen geschieht anscheinend unabhängig voneinander.

Ein ganz anderes Ergebnis zeigte die Mischung von $\lambda = 600$ und 558nm . Hier löste die Mischung der Lichtreize sowohl bei der Nahrungsreaktion als auch beim Irrmeln signifikant weniger Besuche aus als das Maximum der jeweiligen Reaktion allein, aber deutlich mehr als die andere Wellenlänge allein (Abb. 20 Mitte). Für die graphische Darstellung der Ergebnisse beim Irrmeln (Abb. 20, Mitte oben: 0; $600 + 558\text{nm}$: durchschnittlich $1,6 \pm 1,7$ Besuche pro Versuch, insgesamt 16; 558nm : durchschnittlich $8 \pm 4,8$ Besuche pro Versuch, insgesamt 32) gilt das gleiche wie oben für die Freiraumreaktion erläuterte Verfahren. Hier hat die Mischfarbe im Gegensatz zu den beiden anderen Versuchs-

reihen anscheinend eine andere Farbqualität als die Einzel-
farben.

B *Aglais urticae* L.

Da Falter von *A. urticae* nur kurze Zeit zur Verfügung standen, war es lediglich möglich, die Nahrungsreaktion hinsichtlich ihrer spektralen Wirksamkeit zu untersuchen und einige Intensitätskennlinien zu messen (s. unten), die aber nicht ausreichten, um eine Funktion der spektralen Empfindlichkeit zu berechnen. Da die Falter nicht zur Verpaarung gebracht werden konnten, zeigten sie weder Trommeln noch Eiablage, so daß diese Reaktionen nicht untersucht werden konnten.

Die Freiraumreaktion ist bei *A. urticae* nach einer Beobachtung mit einer UV-Lampe (IL 900, Fa. Camag; $\lambda_{\text{max}} = 254$ und 350nm) wie bei *P. brassicae* (Kap. II A, 4a) vorhanden. Auch *A. urticae* reagierte heftig mit der in Kap. II, 2 beschriebenen Verhaltensweise auf das UV-Licht. Die Zeit, in der Falter verfügbar waren, reichte aber nicht aus, diese Reaktion genauer zu untersuchen.

Nahrungsreaktion

a) Spektrale Wirksamkeit quantengleicher monochromatischer Lichtreize

Wie für *P. brassicae* beschrieben (Kap. III A, 1b), wurde auch für *A. urticae* die spektrale Wirksamkeit mit der Nahrungsreaktion gemessen. Das geschah bei zwölf Wellenlängen: 417, 431, 447, 469, 496, 524, 542, 558, 582, 588, 600 und 632nm (Abb. 21). Es ergaben sich zwei

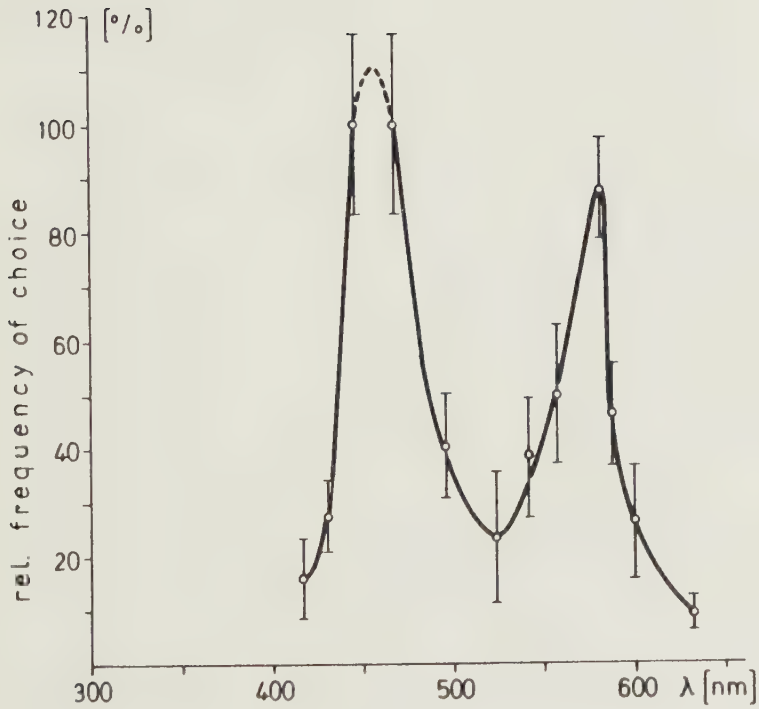


Abb. 21: Spektrale Wirksamkeit der Nahrungsreaktion, *A. urticae*. Ordinate: Relative Wahlhäufigkeit [%], normiert auf $\lambda = 447$ und $469\text{nm} = 100\%$. Mittelwerte mit Standardabweichung. Abszisse: Wellenlänge [nm].

Maxima, eines zwischen $\lambda = 447$ und 469nm und ein zweites bei $\lambda = 582\text{nm}$. Das erste kann bei etwa 460nm angenommen werden, da $\lambda = 447$ und 469nm maximal, aber gleich häufig besucht wurden. Insgesamt wurden 3500 Zweierwahlen registriert.

b) Versuche zur Intensitätsabhängigkeit

Intensitätskennlinien wurden für $\lambda = 447$ und 600nm im Vergleich mit $\lambda = 431\text{nm}$ (const. 3×10^{13} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$) und für $\lambda = 447\text{nm}$ im Vergleich mit $\lambda = 447\text{nm}$ (const. 3×10^{13} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$) gemessen (Abb. 22). Bei der letzteren Kombination wurden zwei Interferenzfilter mit gleichem λ_{max} , aber verschieden hoher Transmission (I) verwendet (447a: I = 10%, 447b: I = 50%). $\lambda = 431\text{nm}$ wurde im ersten Fall als Vergleichsreiz gewählt, weil $\lambda = 496\text{nm}$ (konstante Vergleichswellenlänge bei *P. brassicae*; Kap. III A, 1c) für *A. urticae* ($40,4 \pm 9,6\%$; Abb. 21) attraktiver in Bezug auf seine spektrale Wirksamkeit war als für *P. brassicae* ($19 \pm 6\%$; Abb. 8) und für die Messung von Kennlinien anderer Wellenlängen weniger Spielraum hinsichtlich der Intensitätsvariierung gelassen hätte. Eine von der Vergleichswellenlänge unabhängige Kennlinie war nur für $\lambda = 447\text{nm}$ möglich, da nur hier zwei Interferenzfilter mit gleichem λ_{max} zur Verfügung standen. Insgesamt wurden für die drei Kennlinien 3000 Besuche verrechnet.

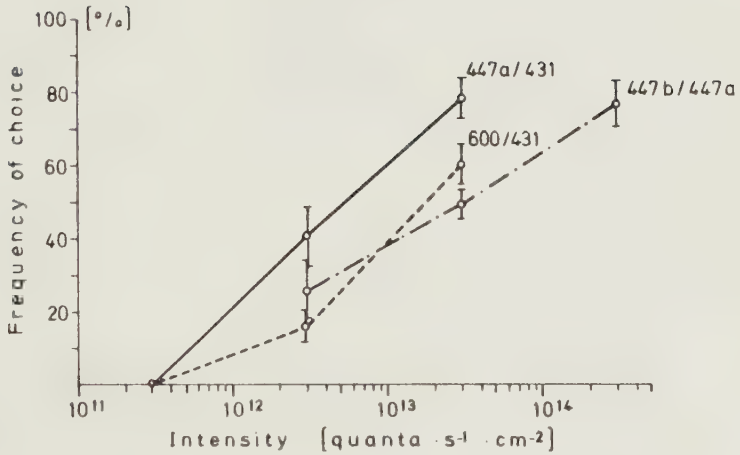


Abb. 22: Intensitätskennlinien der Nahrungsreaktion für $\lambda = 447\text{nm}$ (Interferenzfilter b; $I = 50\%$) und 600nm , *A. urticae*. Vergleichsreiz: $\lambda = 447\text{nm}$ (Interferenzfilter a; $I = 10\%$) bzw. 431nm const. 5×10^{15} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$. Ordinate: Absolute Wahlhäufigkeit [%]. Mittelwerte mit Standardabweichung. Abszisse: Intensität [Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$].

P. aegeria L.

Bei *P. aegeria* wurden nur die Nahrungsreaktion und die freiraumreaktion untersucht, da ein Trommeln nicht auftrat und die Eiablage von grün beleuchteten Mattscheiben nicht ausgelöst wurde. Außerdem scheint die Eiablage bei *P. aegeria* nicht so streng mit grünen Substraten korreliert zu sein wie bei *P. brassicae*. Im Gegensatz zum Kohlweißling legten Weibchen von *P. aegeria* ihre Eier auch häufig am weißen Gardinstoff ab, mit dem die Käfige bespannt waren.

1. Nahrungsreaktion

a) Vorversuche mit Farbfolien

Wie in Kap. II, 3 beschrieben, wurden auch hier Spontanwahlversuche mit einem Plexiglasfutterständer durchgeführt. Es wurden gleichzeitig Grün ($\lambda_{\max}$ ca. bei 510nm), Blau ($\lambda_{\max}$ ca. bei 475nm), Rot ($\lambda_{\max}$ ca. bei 645nm) und Gelb ($\lambda_{\max}$ ca. bei 600nm) geboten (relative Quantenspektren s. Abb. 1). Insgesamt wurden 500 Besuche protokolliert.

Die auf das Maximum bei Gelb (= 100%; RNQ 1578) normierten Ergebnisse der relativen Wahlhäufigkeit in Relation zur relativen Quantenzahl (Abb. 23) zeigen eine direkte Abhängigkeit des Besuchs von der Quantenzahl der jeweiligen Farbe. Rot (65,7%; RNQ 719) wurde entsprechend seiner höheren Quantenzahl häufiger besucht als Blau (39,1%; RNQ 456), während Grün (36,7%; RNQ 329) nicht signifikant seltener besucht wurde als Blau.

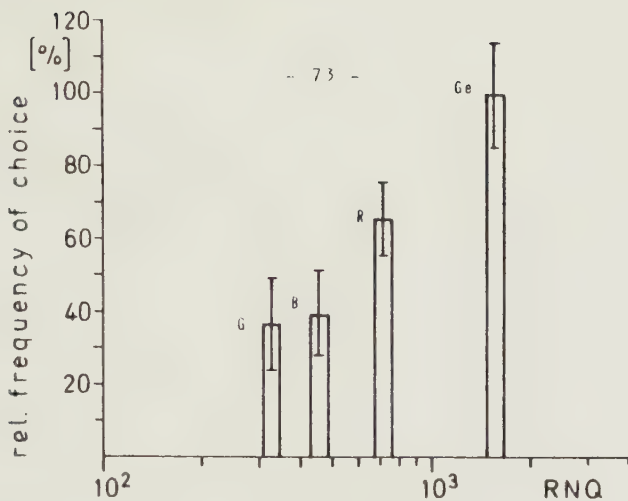


Abb. 23: Nahrungsreaktion auf Farbfolien in Abhängigkeit von deren relativer Quantenzahl, *P. aegeria*. Von links nach rechts: Grün (G), Blau (B), Rot (R), Gelb (Ge). Ordinate: Relative Wahlhäufigkeit [%], normiert auf Gelb = 100%. Mittelwerte mit Standardabweichung. Abszisse: Relative Quantenzahl (RNQ).

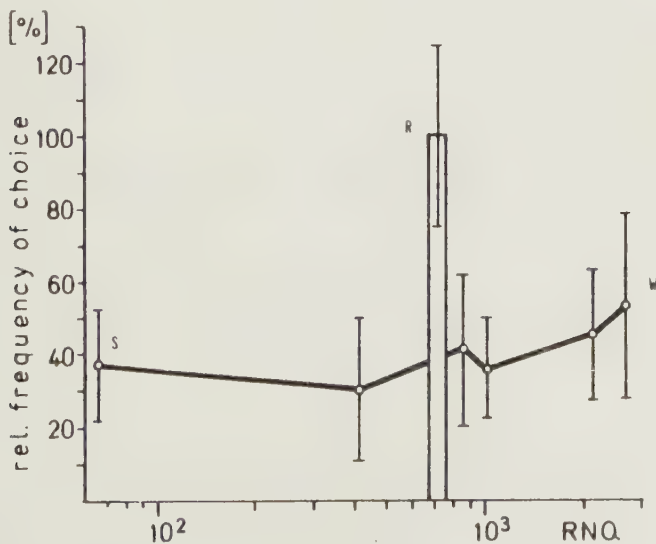


Abb. 24: Nahrungsreaktion auf Rot (R), Schwarz (S), Weiß (W) und Graustufen, *P. aegeria*. Ordinate: Relative Wahlhäufigkeit [%], normiert auf Rot = 100%. Mittelwerte mit Standardabweichung. Abszisse: Relative Quantenzahl (RNQ).

Die vorliegenden Ergebnisse ließen Versuche zur Helligkeitsabhängigkeit der Nahrungsreaktion bei *P. aegeria* nötig erscheinen. Daher wurde eine Versuchsreihe durchgeführt, in der analog zu den entsprechenden Versuchen bei *P. brassicae* Rot zusammen mit einer Reihe aus Schwarz, vier Graustufen und Weiß geboten wurde. Rot wurde mit keiner der unbunten Farben verwechselt, sondern klar bevorzugt (Abb. 24), obwohl die RNQ dieser unbunten Farben z.T. sehr viel höher lag als die von Rot (Weiß: 2693). Diesem Ergebnis liegen insgesamt 500 Besuche zugrunde. Auch *P. aegeria* scheint Rot als Farbe zu unterscheiden.

b) Spektrale Wirksamkeit quantengleicher monochromatischer Lichtreize

Zur genaueren Analyse der spektralen Unterscheidungsfähigkeit von *P. aegeria* in Bezug auf die Nahrungsreaktion wurden analog zu *P. brassicae* und *A. urticae* Versuche mit monochromatischen Spektralfarben durchgeführt. Für *P. aegeria* ergab sich aus Versuchen mit den acht Wellenlängen $\lambda = 431, 447, 469, 496, 542, 600, 632$ und 694nm (Vergleichswellenlänge $\lambda = 447\text{nm}$; Quantenfluß aller verwendeten Wellenlängen 3×10^{13} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$) die in Abb. 25 wiedergegebene Funktion der spektralen Wirksamkeit. Deren Verlauf zeigt sehr hohe Werte für den Blaubereich (Wellenlängen im Bereich von ca. 450nm) und den Orange-Rotbereich (Wellenlängen im Bereich von ca. 630nm), ohne daß eindeutige Maxima zu er-

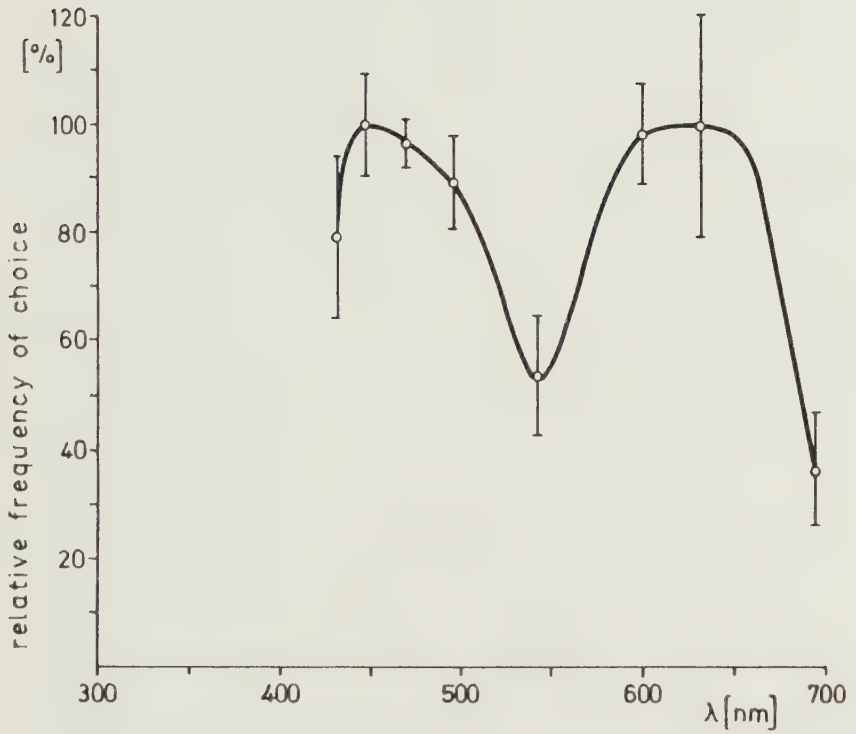


Abb. 25: Spektrale Wirksamkeit der Nahrungsreaktion, *P. aegeria*. Ordinate: Relative Wahlhäufigkeit [%], normiert auf $\lambda = 44$ nm = 100%. Mittelwerte mit Standardabweichung. Abszisse: Wellenlänge [nm].

kennen wären. Dazu liegen die Werte in ihrer Höhe zu nahe beieinander und überlappen sich zu stark mit ihren Standardabweichungen.

Mit größerer Deutlichkeit lassen sich nur drei Minima im Blau-Violettbereich ($\lambda = 431\text{nm}$), im Grünbereich ($\lambda = 542\text{nm}$) und im Rotbereich ($\lambda = 694\text{nm}$) feststellen. Die Funktion kam nur dadurch zustande, daß die Tiere mit dem zusätzlichen Duftreiz von Honigwasser angelockt wurden. Es wurden jeweils 10 Tropfen der Futterlösung mit einer Glaspipette auf die beleuchteten Mattscheiben gebracht. Auf andere Weise konnten keine verwertbaren Zahlen zur Nahrungsreaktion gewonnen werden. Da jeder Lichtreiz aber mit demselben Duftreiz kombiniert wurde, konnten Differenzen im Verhalten trotzdem eindeutig unterschiedlich wirksamen Wellenlängen zugeordnet werden. Die Gesamtzahl der protokollierten Besuche betrug hier 2000. Die erhaltene Funktion der spektralen Wirksamkeit läßt die Aussage zu, daß Grün hinsichtlich der Nahrungsreaktion von einem breiten Blau- und einem noch breiteren Orange-Rotbereich unterschieden wird, wobei die Wirksamkeit des Orange-Rotbereichs weit ins Rot hineinreicht (über 650nm hinaus).

c) Versuche zur Intensitätsabhängigkeit

Intensitätskennlinien für einzelne Wellenlängen wurden wie bei *A. urticae* für $\lambda = 447$ und 600nm im Vergleich mit $\lambda = 431\text{nm}$ (const. 3×10^{13} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$) und für $\lambda = 447\text{nm}$ (b: Transmission (I) = 50%) im Ver-

gleich mit $\lambda = 447\text{nm}$ ($a: 1 = 10\%$, const. 3×10^{13} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$) gemessen (Abb. 26). Dabei wurden insgesamt 3000 Besuche registriert. Die gleichen Versuchsbedingungen wie bei *A. urticae* wurden deshalb gewählt, weil nach mündlicher Mitteilung von Herrn Dr. Steiner aus der Arbeitsgruppe von Herrn Priv.-Doz. Dr. R. Gemperlein das ERG von *P. aegeria* dem von *A. urticae* gleich.

d) Nahrungsreaktion auf Weißlicht im Vergleich mit $\lambda = 447\text{nm}$

Weiß(UV-)

Wie bei *P. brassicae* (Kap. II A, 1e) waren auch für *P. aegeria* zunächst Versuche mit Weißlicht durchgeführt worden, das wegen der Transmissionseigenschaften der zu Beginn der Arbeit verfügbaren Mattscheiben und Lichtleiter kaum UV-Licht enthielt. Die so gemessene Kennlinie für Weiß(UV-) (500, 5000 und 50000 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$, Abb. 27) zeigt im Gegensatz zu *P. brassicae* (Abb. 11) eine stark ansteigende Antwort auf Weiß. Sie beträgt bei 50000 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ nahezu 90% (Abb. 27, durchgezogene Funktion). Vergleichswellenlänge war auch hier $\lambda = 447 \text{ nm}$ (const. 41 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$), deren Anteil am Weißlicht 9, 90 bzw. 900 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ betrug. Es wurden hier 1500 Besuche verrechnet.

Weiß(UV+)

Die Versuche mit Weißlicht, das hohe UV-Anteile enthielt, zeigten eine noch höhere Wirksamkeit der Weißreize.

Weiß(UV+) von 50, 500 und 5000 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ wurde im Vergleich mit $\lambda = 447\text{nm}$ (const. 82 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$, entsprechend dem Abgleich-

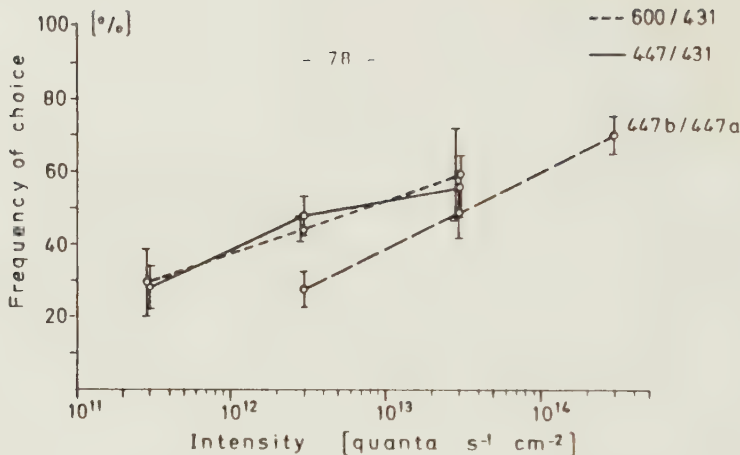


Abb. 26: Intensitätskennlinien der Nahrungsreaktion für $\lambda = 447\text{nm}$ (Interferenzfilter b: $I = 50\%$) und 600nm , *P. aegeria*. Vergleichsreiz: $\lambda = 447\text{nm}$ (Interferenzfilter a: $I = 10\%$) bzw. 431nm const. 3×10^{13} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$. Ordinate: Absolute Wahlhäufigkeit [%], Mittelwerte mit Standardabweichung. Abszisse: Intensität [Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$].

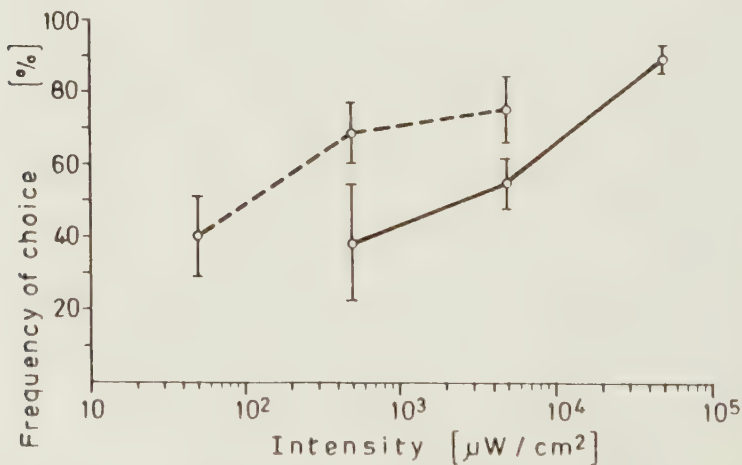


Abb. 27: Intensitätskennlinien der Nahrungsreaktion auf Weißlicht *P. aegeria*. Durchgezogene Funktion: Weiß(UV-), Vergleichsreiz: $\lambda = 447\text{nm}$ const. $41\mu\text{W}/\text{cm}^2$, gestrichelte Funktion: Weiß(UV+), Vergleichsreiz: $\lambda = 447\text{nm}$ const. $82\mu\text{W}/\text{cm}^2$. Ordinate: Absolute Wahlhäufigkeit [%], Mittelwerte mit Standardabweichung. Abszisse: Intensität des Weißlichts [$\mu\text{W}/\text{cm}^2$].

niveau von 3×10^{15} Quanten $\times s^{-1} \times cm^{-2}$) zu $40 \pm 11,6\%$, $68,6 \pm 8,4\%$ bzw. $75,4 \pm 9,2\%$ besucht (Abb. 27, gerissene Funktion). Auch hier wurden 1500 Besuche verrechnet. Die Anteile von $\lambda = 447nm$ an den Weißreizen betrugen 1.2, 11.5 bzw. $115 \mu W/cm^2$.

2. Freiraumreaktion

a) Spektrale Wirksamkeit quantengleicher monochromatischer Lichtreize

P. aegeria zeigte bei Reizung mit einer UV-Lampe (H. 900, fa. Camag) die gleiche heftige Reaktion wie *P. brassicae* (vgl. Kap. III A, 4a). Diese Freiraumreaktion wurde dann mit der eigentlichen Versuchsanordnung (s. Kap. II, 4b) bei dreizehn Wellenlängen zwischen 321 und 694nm genauer untersucht: 321, 342, 352, 370, 396, 411, 427, 447, 501, 558, 605, 658 und 694nm. Als konstante Vergleichswellenlänge diente hier wie bei *P. brassicae* $\lambda = 396nm$ (2×10^{15} Quanten $\times s^{-1} \times cm^{-2}$). Die resultierende Funktion der spektralen Wirksamkeit hat ihr Maximum wie bei *P. brassicae* (Abb. 16) bei $\lambda = 370nm$ (Abb. 28). Bei $\lambda = 447$ und 558nm zeigen sich minimale, aber nicht signifikante Nebenmaxima. Die Funktion beruht auf der Auswertung von 4200 Besuchen.

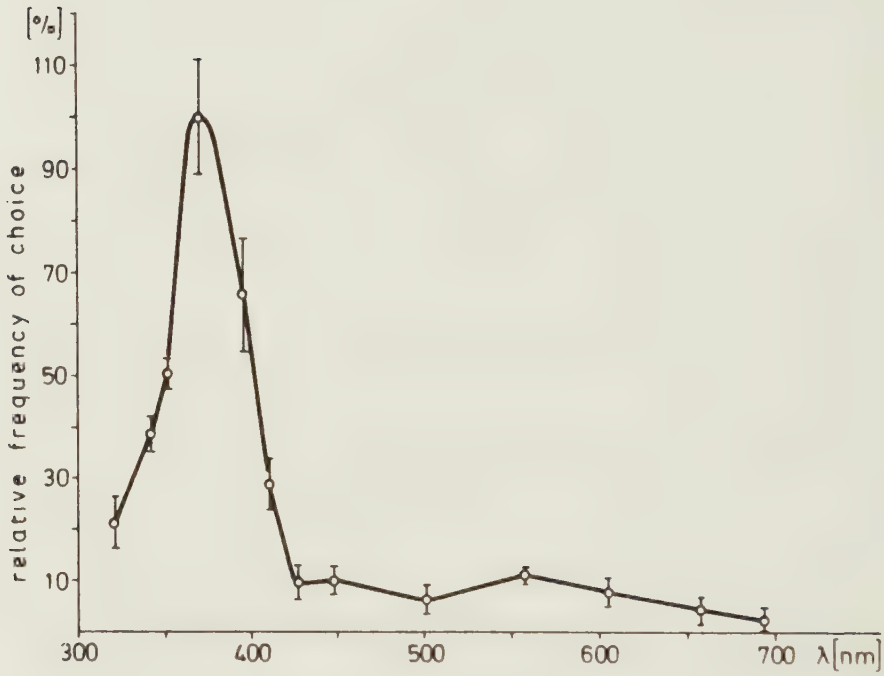


Abb. 28: Spektrale Wirksamkeit der Freiraumreaktion, *P. nigeria*. Ordinate: Relative Wahlhäufigkeit [%], normiert auf $\lambda = 370\text{nm}$ = 100%. Mittelwerte mit Standardabweichung. Abszisse: Wellenlänge [nm].

b) Versuche zur Intensitätsabhängigkeit

Wie bei *P. brassicae* wurde zunächst für $\lambda = 370\text{nm}$ im Vergleich mit $\lambda = 427\text{nm}$ (const. 2×10^{13} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$) eine Intensitätskennlinie gemessen. Dann wurde auch hier die Vergleichswellenlänge gewechselt, für $\lambda = 352$ und 370nm wurden Kennlinien im Vergleich mit $\lambda = 396\text{nm}$ (2×10^{13} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$) gemessen (Abb. 29). Es wurden insgesamt 8000 Besuche registriert.

c) Spektrale Empfindlichkeit

Das 50%-Antwortniveau der beiden Kennlinien für $\lambda = 352$ und 370nm (Abb. 29) sowie das Abgleichniveau für $\lambda = 396\text{nm}$ (2×10^{13} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$; Erläuterung s. Kap. II, 5b) waren wie bei *P. brassicae* Grundlage für den Versuch, annähernd eine Funktion der spektralen Empfindlichkeit der Freiraumreaktion zu berechnen (Abb. 30). Ihr Maximum liegt wie das der spektralen Wirksamkeit bei $\lambda = 370\text{nm}$.

d) Freiraumreaktion auf Weiß(UV+) im Vergleich mit $\lambda = 396\text{nm}$ und mit Weiß(UV-)

P. aegeria sollte ebenso wie *P. brassicae* auf die Frage hin untersucht werden, wie Weiß(UV+) und Weiß(UV-) (vgl. Kap. II, 4c) in Bezug auf die Freiraumreaktion wirken und ob sich daraus Hinweise auf wellenlängenspezifisches Verhalten, d.h. einen für sich allein arbeitenden UV-Rezeptor ergeben.

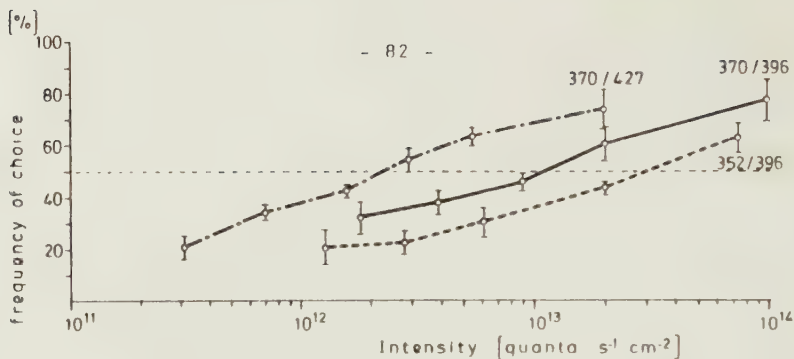


Abb. 29: Intensitätskennlinien der Freiraumreaktion für $\lambda = 370$ und 352nm , *P. aegeria*. Vergleichsreiz: $\lambda = 427$ bzw. 396nm const. 2×10^{13} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$. Ordinate: Absolute Wahlhäufigkeit [%]. Mittelwerte mit Standardabweichung. Abszisse: Intensität [Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$].

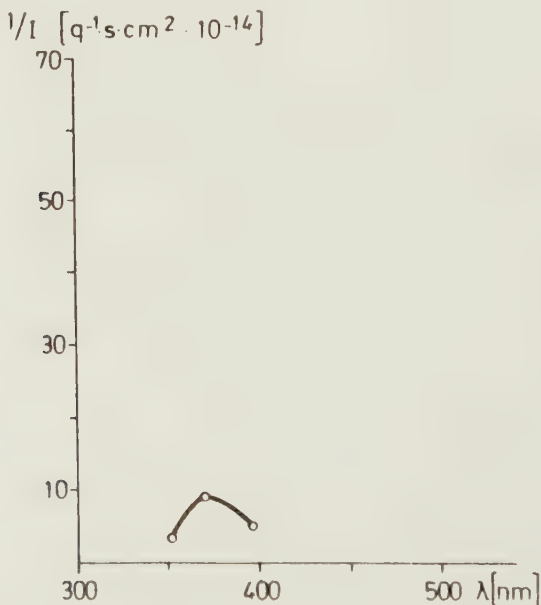


Abb. 30: Spektrale Empfindlichkeit der Freiraumreaktion, *P. aegeria*. Ordinate: Reziproker Quantenfluß $1/I$ [Quanten⁻¹ $\times \text{s} \times \text{cm}^2 \times 10^{-14}$]. Abszisse: Wellenlänge [nm].

Auch hier wurde dabei anders verfahren als bei der Untersuchung der Nahrungsreaktion von *P. aegeria* auf diese Frage. Weiß(UV+) wurde wie bei *P. brassicae* (Kap. III A, 4d) in seiner Wirkung zunächst mit $\lambda = 396\text{nm}$ und dann direkt mit Weiß(UV-) verglichen.

Vergleich mit $\lambda = 396\text{nm}$

Weiß(UV+) wurde mit einer Intensität von 50, 500 und 5000 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ geboten. Als konstantes Vergleichslicht diente $\lambda = 396\text{nm}$ mit einer Intensität von 43 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ (entsprechend dem Abgleichniveau von 2×10^{13} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$). Der Anteil von $\lambda = 396\text{nm}$ an den drei Weißreizen betrug 0,9, 8,6 bzw. 86 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$, war also bei Weiß = 5000 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ doppelt so hoch wie die Intensität des monochromatischen Vergleichslichts. Das Weißlicht war für die Freiraumreaktion sehr wirksam (Abb. 31, durchgezogene Funktion). Weiß(UV+) = 50 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ löste $26,2 \pm 6,8\%$, Weiß(UV+) = 500 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ $63,2 \pm 4,6$ und Weiß(UV+) = 5000 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ $79,6 \pm 7,2\%$ der jeweils 500 Besuche aus. Insgesamt wurden also 1500 Besuche protokolliert.

Vergleich mit Weiß(UV-)

Weiß(UV+) wurde hier mit einer Intensität von 500 bzw. 5000 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ geboten. Als konstantes Vergleichslicht diente Weiß(UV-) = 5000 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ (Anteil von $\lambda = 396\text{nm}$: 13,3 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$). Es ergaben sich nahezu identische Resultate (Abb. 31, gerissene Funktion) wie beim Vergleich mit $\lambda = 396\text{nm}$. Weiß(UV+) wurde wie dort deutlich vorgezogen ($55,6 \pm 5,2$ bzw. $79 \pm 5,4\%$ des Besuchs). Den Ergebnissen liegen

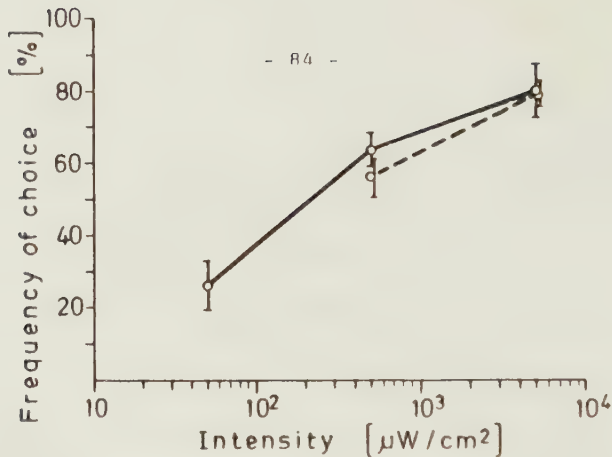


Abb. 31: Intensitätskennlinien der Freiraumreaktion auf Weiß(UV+) im Vergleich mit $\lambda = 396\text{nm}$ und mit Weiß(UV-). *P. agerina*. Durchgezogene Funktion: Vergleichsreiz: $\lambda = 396\text{nm}$ const. $43\mu\text{W}/\text{cm}^2$. gestrichelte Funktion: Vergleichsreiz: Weiß(UV-) const. $5000\mu\text{W}/\text{cm}^2$. Ordinate: Absolute Wahlhäufigkeit [%]. Abszisse: Intensität des Weiß(UV+) [$\mu\text{W}/\text{cm}^2$].

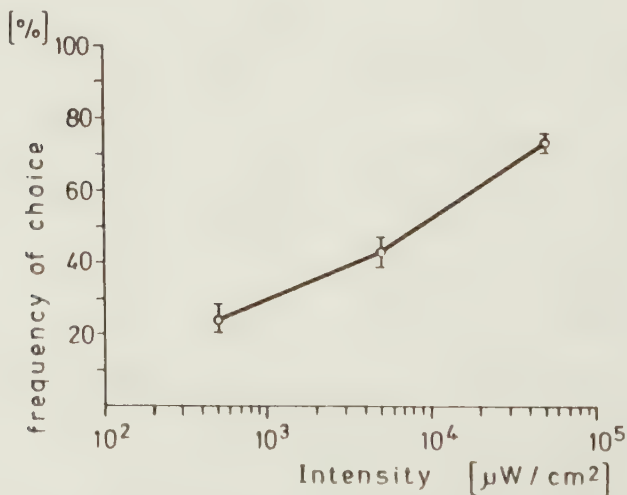


Abb. 32: Intensitätskennlinie der Freiraumreaktion auf Weiß(UV-), *P. agerina*. Vergleichsreiz: $\lambda = 370\text{nm}$ const. $28\mu\text{W}/\text{cm}^2$. Ordinate: Absolute Wahlhäufigkeit [%]. Mittelwerte mit Standardabweichung. Abszisse: Intensität des Weißlichts [$\mu\text{W}/\text{cm}^2$].

je 500, zusammen demnach 1000 Zweierwahlen zugrunde.

Eine zusätzliche Versuchsreihe mit einem Weiß(UV-) von $5000\mu\text{W}/\text{cm}^2$ als Vergleichsreiz, dessen Gehalt an $\lambda = 370$ bzw. 396nm durch ein UV-Sperrfilter (KV 418, Schott) auf die minimal möglichen Werte von 0.3 bzw. $1.4\mu\text{W}/\text{cm}^2$ erniedrigt war (vgl. Kap. 11, 4c), zeigte ein nahezu identisches Resultat. Weiß(UV+) von $5000\mu\text{W}/\text{cm}^2$ wurde bei insgesamt 200 Zweierwahlen zu $81,5 \pm 3\%$ besucht.

Die Wirkung von Weiß(UV+) übertrifft also bei den gewählten Intensitäten in gleichem Maß diejenige von $\lambda = 396\text{nm}$ wie die von Weiß(UV-). Das bedeutet, daß Weiß(UV-) für die freiraumreaktion auch bei gleicher Intensität weniger wirksam ist als Weiß(UV+).

e) Freiraumreaktion auf Weiß(UV-) im Vergleich mit $\lambda = 370\text{nm}$

Daß Weiß(UV-) im Vergleich mit $\lambda = 370\text{nm}$ (Maximum der freiraumreaktion; const. $28\mu\text{W}/\text{cm}^2$, entsprechend 2×10^{15} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$) relativ stark besucht wird, ergaben Versuche mit den Weißreizen 500, 5000 und $50000\mu\text{W}/\text{cm}^2$, wobei insgesamt 600 Besuche ausgewertet wurden.

Die Besuchshäufigkeiten betrugen $24 \pm 4\%$, $43 \pm 4,2\%$ und $73 \pm 2,6\%$ (Abb. 32). Der Anteil von $\lambda = 370\text{nm}$ an den Weißlichtern betrug nur 0.05, 0.5 bzw. $5\mu\text{W}/\text{cm}^2$.

f) Mischung von Weiß(UV-) mit $\lambda = 370\text{nm}$

Weiß(UV-) von 500 und $5000\mu\text{W}/\text{cm}^2$ wurde mit $\lambda = 370\text{nm}$ gemischt und in seiner Wirkung mit Weiß(UV-) von jeweils gleicher Intensität verglichen, wobei insgesamt 2400 Zweierwahlen protokolliert wurden. Die Intensität von $\lambda = 370\text{nm}$ betrug dabei $28\mu\text{W}/\text{cm}^2$, was 2×10^{13} Quanten $\times \text{s}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$ entspricht. Die Mischung der beiden Lichter löste jeweils mehr Besuche aus als das Weißlicht allein, war in ihrer Wirkung aber dem UV-Reiz allein fast gleich (Abb. 33). Außerdem war die Wirkung der Mischung bzw. von $\lambda = 370\text{nm}$ allein bei der Weißlichtintensität $5000\mu\text{W}/\text{cm}^2$ deutlich geringer als bei $500\mu\text{W}/\text{cm}^2$. Das hellere Weißlicht war in seiner Wirkung dem UV-Licht ähnlich, obwohl es kaum UV-Anteile enthielt (Anteil von $\lambda = 370\text{nm}$: $0.5\mu\text{W}/\text{cm}^2$). Andererseits wurde die Wirkung des UV-Reizes durch Beimischung von Weiß nicht verändert, was für einen unabhängig funktionierenden UV-Rezeptor spricht.

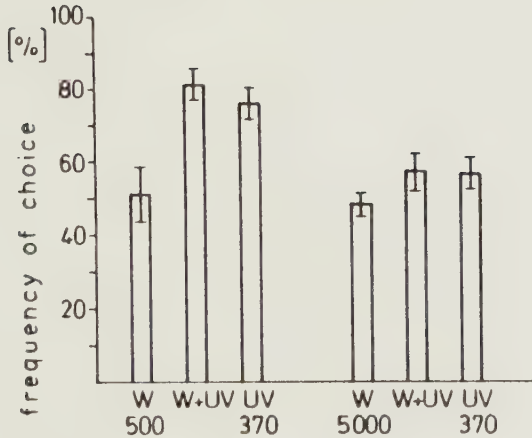


Abb. 35: Freiraumreaktion auf Weiß(UV-) mit Beimischung von UV-Licht ($\lambda = 370\text{nm}$), *P. aegeria*. Vergleichsreize: Weiß(UV-) von 500 bzw. 5000 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$. Ordinate: Absolute Wahlhäufigkeit [%]. Mittelwerte mit Standardabweichung. Abszisse: Lichtreize: W 500: Weiß(UV-) von 500 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$, W + UV: Mischung von W 500 mit $\lambda = 370\text{nm}$ (28 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$), UV 370: UV-Licht: $\lambda = 370\text{nm}$ (28 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$), W 5000: Weiß(UV-) von 5000 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$, W + UV: Mischung von W 5000 mit $\lambda = 370\text{nm}$ (28 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$), UV 370: wie oben.

IV. Diskussion

A Visuelles Verhalten gegenüber Pigmentfarben

Die für die Vorversuche verwendeten Pigmentfarben (PVC-Farbfolien) wurden im Gegensatz zu früheren Arbeiten physikalisch genau charakterisiert. In einigen dieser Arbeiten (z.B. Knoll 1921 - 1926, Crane 1955, Ilse 1965, Swihart und Swihart 1970, Miyakawa 1976) finden sich zwar mehr oder weniger genaue Angaben zu den Remissionswerten der verwendeten Farbpapiere, doch fehlt jeweils die exakte Relation zum Emissionsspektrum der primären Lichtquelle. Die von den Papieren remittierte Zahl der Quanten als Maß für die Helligkeit der verschiedenen Reize und deren genaue spektrale Zusammensetzung in Abhängigkeit von der Beleuchtung blieben so weitgehend unklar. Zwar sind qualitative Abschätzungen auch anhand von Remissionsspektren möglich, doch müssen diese je nach Art der gewählten Lichtquelle recht unterschiedlich ausfallen, besonders wenn bei Versuchen im Freien (Ilse 1928, Crane 1955, Swihart und Swihart 1970, C.A. Swihart 1971) das Sonnenlicht je nach Bewölkung und Tageszeit Helligkeitsunterschieden und auch spektralen Schwankungen unterworfen ist (vgl. Miyakawa 1976, Fig. 1; Menzel 1979, Fig. 1; Schlecht 1979, Fig. 3, nach Möller 1957). Da in der vorliegenden Arbeit unter konstanten Lichtbedingungen experimentiert wurde, konnte das Emissionsspektrum der Lampen mit den Remissionsspektren der verwendeten Farbfolien verrechnet werden, so daß schließlich die genauen relativen Quantenspektren zur Verfügung standen. Somit konnten genaue Angaben über

die Reizeigenschaften der Folien wie z.B. $\lambda_{\max}$ (entspricht dem Farbton) und RNQ = relative Quantenzahl (entspricht der Helligkeit) gemacht werden.

Wie Abb. 1 zeigt, waren die relativen Quantenspektren der Farbfolien sehr uneinheitlich in ihrer Amplitude und Halbwertsbreite. Das bedeutet große Unterschiede in Helligkeit und Sättigung. Je breiter ein solches Quantenspektrum ist, desto mehr Wellenlängen repräsentiert es und desto ungesättigter ist die resultierende Farbe.

Aus Zeitgründen konnte das Problem der Sättigung nicht näher untersucht werden. Hier soll nur eine Beobachtung zur Nahrungsreaktion von *P. brassicae* auf einer Hellblaufolie ($\lambda_{\max}$ bei ca. 485nm, RNQ 797) im Vergleich mit der sonst verwendeten Blaufolie ($\lambda_{\max}$ bei ca. 475nm, RNQ 456) diskutiert werden (relative Quantenspektren s. Abb. 1). Hellblau löste nur etwa ein Viertel der Besuche aus. Diese geringe Wirksamkeit ist sehr wahrscheinlich zur Hauptsache die Auswirkung einer geringeren Sättigung des Hellblau (entsprechend der größeren Halbwertsbreite), da dieses sich nach dem System von v. Helmholtz (1896) bei fast gleichem Farbton ($= \lambda_{\max}$) und höherer Helligkeit vorwiegend in diesem Parameter negativ von Blau unterscheidet.

I. Nahrungsreaktion

- a) Verhalten von *P. brassicae*, *P. aegeria* und *A. urticae* gegenüber PVC-Farbfolien

P. brassicae zeigt Helligkeitsabhängigkeit der Nahrungsreaktion bei der Wahl zwischen vier Blau- und vier Gelbstufen (Abb. 5). Allerdings wird Blau (RNQ 456) kaum seltener besucht als Gelb₃ (RNQ 678).

Bei Experimenten mit der gleichen Versuchsanordnung zeigt auch *A. urticae* Helligkeitsabhängigkeit der Nahrungsreaktion (Alaibak 1981, Abb. 39), wobei aber die Blau-stufen fast so häufig wie die entsprechenden Gelbstufen besucht werden, so daß z.B. Blau (RNQ 456) häufiger besucht wird als Gelb₂ (RNQ 1139). In dieser Hinsicht zeigt *A. urticae* eine geringere Reaktion auf Helligkeitsunterschiede als *P. brassicae*.

Die wichtigste Abgrenzung einer Farbhundertcheidung ist die von einer alleinigen Helligkeitsunterscheidung (v. Frisch 1914, Ilse 1928, Autrum und Thomas 1973, Menzel 1979, Hawryshyn 1982, Burkhardt 1983). Autrum und Thomas (1973) stellen daher für eine farbträchtigkeit bei der Verwendung von Pigmentfarben die Bedingung, daß eine Unterscheidung von Graustufen gegeben sein muß. Diese Bedingung wird von *P. brassicae* (Abb. 6, 7) und in etwas geringerer Deutlichkeit von *P. aegeria* (Abb. 24) und *A. urticae* (Alaibak 1981, Abb. 33) bei der Nahrungsreaktion erfüllt. Darüber hinaus zieht *P. brassicae* Blau drei anderen Folien mit höherer RNQ (Rot, Purpur, Orange)

deutlich vor (Abb. 4).

P. aegeria dagegen zieht bei Farbwahlen nur die quantenstärkeren Folien vor (Abb. 23). Grün, Rot und Blau werden aber im Vergleich zu Gelb häufiger besucht als von *P. brassicae*. Von *A. urticae* wird Gelb (100%) trotz seiner wesentlich höheren RNQ (1578) im Gegensatz zu *P. brassicae* nicht sehr viel häufiger besucht als Blau (86,6%; Alaibak 1981, Tab. 4, Abb. 35). Ansonsten ähneln die Ergebnisse von Alaibak (1981) denen bei *P. brassicae*. Eine Ähnlichkeit mit *P. aegeria* zeigt sich nur im relativ hohen Besuch auf Grün. Im Unterschied zu den beiden anderen Arten besucht *A. urticae* Rot und Grün fast gleich häufig (Alaibak 1981, Abb. 35; Tab. 4: Rot: 29,5%, Grün 26%).

Insgesamt kann aus den besprochenen Ergebnissen mit einiger Wahrscheinlichkeit der Schluß gezogen werden, daß der Farbton ($= \lambda_{\max}$) von Pigmentfarben für das Wahlverhalten von *P. brassicae*, *P. aegeria* und *A. urticae* bei der Nahrungsreaktion eine bedeutende Rolle spielt.

b) Ergebnisse von Ilse (1928, 1965) und Linbergen et al. (1943)

Vergleicht man die vorliegenden Ergebnisse der Versuche mit Farbfolien und die Untersuchungen anhand von Heringfarbpapieren, die Ilse (1928, 1965) für *P. brassicae* und *A. urticae* (früher: *Vanessa urticae*) und Linbergen, Meeuse, Boerema und Variosseau (1943) für verschiede-

ne Satyriden zur Nahrungsreaktion veröffentlicht haben, dann läßt sich nur A. urticae aufgrund der Daten von Alaibak (1981) in etwa dem Nymphaliden-Satyriden-Typ von Ilse (1965) zuordnen, der bei der Nahrungsreaktion bevorzugt Gelb und Blau besucht.

P. aegeria bevorzugte im Gegensatz dazu die Gelb- und Rotfolie (Abb. 23). Das weicht von den Daten Tinbergens et al. (1943) ab. Aufgrund ihrer Resultate stellen sie fünf Satyridenarten (u.a. *Pararge megera* L.) zum Vanessa-Typ Ilses (1928), der bei der Nahrungsreaktion Gelb und Blau bevorzugt. Diese Zuordnung wurde zur Grundlage für Ilses (1965) Nymphaliden-Satyriden-Typ.

Anders als nach Ilse (1965) erwartet, reagierte auch P. brassicae: Der Pieriden-Papilioniden-Typ (maximaler Besuch auf Blau, Violett und Purpur, Nebenmaximum bei Gelb und Rot) von Ilse (1965) ließ sich nicht bestätigen (vgl. Abb. 4). Alles in allem ähneln die vorliegenden Ergebnisse eher dem Nymphaliden-Satyriden-Typ (Ilse 1965).

Als Ursachen für diese Diskrepanzen kommen die statistisch niedrigen Versuchs- und Besuchszahlen bei Ilse (1928) und Tinbergen et al. (1943), die dort nicht angegebene, aber wahrscheinlich niedrige Anzahl der Versuchstiere sowie spektrale Unterschiede der verwendeten Pigmentfarben in Frage. Letztere sind schwer abzuschätzen, da für die Heringpapiere nur die von Knoll (1922) teilweise unvollständig gemessenen Remissionswerte vorliegen. Das Blau der Heringserie, das den oben

erörterten Resultaten zugrunde liegt, war z.B. kurzweiliger als das in der vorliegenden Arbeit verwendete und dadurch eventuell attraktiver. Zudem gibt Ilse (1928) zu bedenken, daß die verschiedenen Lieferungen der Farbpapiere nicht immer gleich ausgefallen seien. Dieser Faktor fällt bei den PVC-Farbfolien weg, da sie abgewaschen und immer wieder verwendet werden konnten.

c) Ergebnisse weiterer Autoren

Zur spontanen Farbbevorzugung von *P. brassicae*, *P. rapae* und *P. napi* bei der Nahrungsreaktion liegen freilandbeobachtungen von Kay (1976) vor, der feststellte, daß die Weißlinge die gelbe Form des Ackerrettichs (*Raphanus raphanistrum*) der weißen vorzogen. Das könnte gegen eine Helligkeitsbevorzugung und für eine Farbunterscheidung sprechen, wenn sich die beiden Ackerrettichsorten in keiner anderen Eigenschaft unterschieden.

Miyakawa (1976) hat *P. rapae* mit Farbpapieren auf die Fähigkeit untersucht, Farben zu unterscheiden. Ob dabei eine Nahrungsreaktion oder eine andere Reaktion auftrat, wird nicht angegeben. *P. rapae* bevorzugte im Gegensatz zu *P. brassicae* Purpur ($\lambda_{\max}$ bei ca. 425 und 700nm), Blau und Gelb vor Weiß, Rot und Grün. Das entspricht in etwa dem Pieriden-Papilioniden-Typ von Ilse (1965).

Crane (1955) behandelt die spontane Farbbevorzugung von *Heliconius erato* mit Hilfe von Farbpapieren. Gelb, Orange-Gelb, Orange und Zinkweiß (ohne UV-Reflexion;

vgl. Daumer 1963) wurden bei der Nahrungsreaktion in dieser Reihenfolge am meisten besucht, Blau, Blaugrün und Grün am wenigsten. Nur in der Bevorzugung von Gelb ergibt sich eine Parallele zu den in der vorliegenden Arbeit untersuchten Arten.

Andere Ergebnisse haben Swihart und Swihart (1970) und C.A. Swihart (1971) für die Nahrungsreaktion von *Heliconius charitonius* erhalten. Orange, Rot, Blau-Grün, Blau und Gelb wurden spontan bevorzugt.

C.A. Swihart (1971) hat zusätzlich Dressurversuche durchgeführt. Diese gelangen allerdings wie bei anderen Arten (S.L. Swihart 1970, 1972a, Ilse 1978, Alaibak 1981) nicht vollständig. Die spontan bevorzugten Farben wurden weiterhin zu einem beträchtlichen Prozentsatz besucht.

d) Vergleich mit einigen Resultaten der Versuche mit monochromatischen Lichtreizen

Da die spektrale Wirksamkeit bzw. Empfindlichkeit von P. brassicae bei der Nahrungsreaktion Maxima im Blau und Orange aufweist (Abb. 8, 17), ergibt sich im Gegensatz zu den Resultaten der Vorversuche mit Farbfolien eine annähernde Übereinstimmung mit Ilse's (1965) Pieriden-Papilioniden-Typ. Gelbe Lichtreize ($\lambda_{\max} = 582$ und 588nm) lösten im Gegensatz zu gelben Folien (Abb. 4) kaum Nahrungsreaktion, sondern Irrmeln aus (Abb. 8, 10, 13, 17). Die Maxima der bei der Nahrungsreaktion am häufigsten besuchten Farbfolien (Blau: $\lambda_{\max}$ bei ca. 475nm ,

Gelb: λ_{max} bei ca. 600nm; vgl. Abb. 1) stimmen allerdings mit den Maxima der für diese Reaktion attraktivsten monochromatischen Lichtreize ($\lambda = 447$ und 600nm) recht gut überein, obwohl die Farbe der Gelbfolie dem menschlichen Auge anders als die von $\lambda = 600\text{nm}$ erscheint.

Die Maxima der spektralen Wirksamkeit liegen für A. urticae bei $\lambda = \text{ca. } 460$ und 582nm (Abb. 21). Diese Attraktivität des blauen und gelben Spektralbereichs ergibt eine Übereinstimmung mit dem Nymphaliden-Satyridentyp Illes (1965) und den Ergebnissen von Alaibak (1981) hinsichtlich der Bevorzugung der Blau- und Gelbfolie.

Die spektrale Wirksamkeitsfunktion der Nahrungsreaktion von P. aegeria (Abb. 25) mit Maxima im Blau (im Bereich von ca. 450nm) und im Orange-Rot (im Bereich von ca. 630nm) weicht vom Nymphaliden-Satyridentyp Illes (1965) ab. Sie erstreckt sich bei P. aegeria weiter in den Rotbereich (über 650nm hinaus) als bei den von Tinbergen et al. (1943) mit Heringpapieren untersuchten Satyridenten. Das stimmt mit den Ergebnissen der Vorversuche mit Farbfolien (Abb. 23) insofern überein, als Rot von P. aegeria nach Gelb am häufigsten besucht wurde. Blau wurde bei diesen Vorversuchen im Gegensatz zu den Versuchen mit monochromatischen Lichtreizen nicht vor Grün vorgezogen.

e) Bedeutung von Duftreizen

Die Diskussion der für *P. aegeria* zur Nahrungsreaktion erhaltenen Resultate wird durch die Tatsache beeinflusst, daß bei *P. aegeria* diese Reaktion im Gegensatz zu *P. brassicae* durch das Zusammenwirken von Gesichts- und Geruchssinn ausgelöst wird. Zur Aktivierung und Anlockung der Falter waren zunächst Duftreize erforderlich. Daß *P. aegeria* sich aber nicht nur an olfaktorischen Reizen, sondern nach der Anlockung durch Duftreize hauptsächlich optisch orientiert, zeigte eine Beobachtung im Verlauf der vorliegenden Arbeit: Von 250 Besuchen auf einer blau ($\lambda = 447 \text{ nm}$) beleuchteten und einer unbeleuchteten Mattscheibe, die beide mit Honigwasser benetzt waren, galten nur 41 der unbeleuchteten Mattscheibe. Das stimmt mit Beobachtungen Tinbergens et al. (1943) an dem Satyriden *Eumenis semele* überein. Dieser Falter, der einerseits (oft zusammen mit *P. aegeria*) an stark riechenden Nahrungsquellen wie z.B. Pferdemist angetroffen wird (Tinbergen et al. 1943), besucht andererseits auch häufig Blumen. Diese werden optisch aufgesucht, da mit Glaszylindern umhüllte Blüten auch angefliegen werden. Es handelt sich dabei nach Tinbergen et al. (1943) hauptsächlich um gelbe und blaue bzw. rötlichblaue Blumen.

Für die in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Experimente an *P. aegeria* ergibt sich durch das gleichzeitige Anbieten eines Duftreizes (Honigwasser) die Mög-

lichkeit, daß den Farbreizen generell eine höhere Besuchshäufigkeit zukam als allein ihrer optischen Wirksamkeit entsprach. Das erklärt vielleicht den im Vergleich zu *P. brassicae* (Abb. 4, 6, 7) hohen Besuch auf der Grünfolie und den Graufolien in den Vorversuchen (Abb. 23, 24) wie auch die Besonderheiten der spektralen Wirksamkeitsfunktion (Abb. 25). Den allgemein hohen Besuch (auch auf Grün) und die verbreiterten Maxima. Auch die hohe Wirksamkeit von Weißlicht für die Nahrungsreaktion (Abb. 27) dürfte damit zusammenhängen. Trotzdem können unterschiedliche Wirksamkeiten von Farbreizen eindeutig auf deren optische Differenzen zurückgeführt werden, da jeder Farbreiz mit demselben Duftreiz kombiniert wurde.

Diese und andere qualitative Beobachtungen zum Verhalten der drei Schmetterlingsarten (teils beim Füttern in der Klimakammer, teils bei den Versuchen im Labor) ergaben folgendes Schema zur Wirkung von Farb- und Duftreizen bei der Nahrungsreaktion:

	reiner Farbreiz	reiner Duftreiz
<i>P. brassicae</i>	Besuch	kein Besuch
<i>A. urticae</i>	Besuch	Besuch
<i>P. aegeria</i>	kein Besuch	Besuch

Auch *A. urticae* zeigte die Nahrungsreaktion auf reine Duftreize hin. Das könnte mit einer Ursache für die im allgemeinen geringeren Unterschiede sein, die *A. urticae*

nach Alaibak (1981) im Vergleich zu *P. brassicae* zwischen verschiedenen Farbfolien machte.

Im Hinblick auf diese Verknüpfung von optischen und chemischen Reizen erwies sich *P. brassicae* als das geeignetste Versuchstier, bei dem sowohl die Vorversuche (mit Nahrungsangebot) als auch die Versuche mit monochromatischen Lichtreizen (ohne Nahrungsangebot) rein optisch beeinflußt wurden.

2. Trommeln und Eiablage

a) Eiablage von *P. brassicae* auf PVC-Farbfolien

Die bisher diskutierten Spontanwahlversuche zur Nahrungsreaktion deuten auf die Fähigkeit der Falter hin, nicht nur Helligkeiten, sondern darüber hinaus Farben zu unterscheiden.

Gegen eine reine Helligkeitsunterscheidung sprechen auch die Ergebnisse der Vorversuche zur Eiablage bei *P. brassicae*. Hier wurde Grün mit der geringsten RNQ stark bevorzugt (Kap. III A, 3a). Daß Gelbgrün trotz ähnlicher Spektralkurve und RNQ wie Gelb (Abb. 1) deutlich mehr Eiablagen als dieses auslöste, ist mit einer Helligkeitsbevorzugung ebenfalls schwer zu erklären. Hier dürfte der grüne Farbanteil des Gelbgrün ausschlaggebend gewesen sein, der aber wahrscheinlich wegen seiner geringeren Sättigung (= größere Halbwertsbreite, Abb. 1) weniger wirksam war als das dunklere, jedoch gesättigtere Grün.

b) Ergebnisse anderer Autoren und Vergleich mit einigen Resultaten der Versuche mit monochromatischen Lichtreizen

Das Maximum des Trommelns von *P. brassicae* liegt nach Versuchen von Ilse (1937) mit Ostwald-Farbpapieren im Blaugrün-Bereich. Nach den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit lösen blaugrüne Lichtreize Trommeln aber nur schwach aus. Wellenlängen um 500nm wie sie hier in Frage kommen, liegen im Grenzbereich der beiden Verhaltensweisen Nahrungsreaktion und Trommeln (Abb. 13, 17). Das Trommeln hat in der vorliegenden Arbeit bei monochromatischen Lichtreizen sein Maximum im Gelbgrün ($\lambda = 558\text{nm}$) und wird bis weit in den Gelbbereich hinein ausgelöst. Gelb ($\lambda = 582\text{nm}$) wird sogar häufiger besucht als Grün ($\lambda = 542\text{nm}$; Abb. 13, 17). Nach Ilse (1937) wird von gelben und gelbgrünen Ostwaldpapieren kaum Trommeln ausgelöst. Die Wirksamkeitskurve für das Trommeln von *P. brassicae* liegt also nach den Resultaten der vorliegenden Arbeit in einem langwelligeren Teil des Spektrums als bei Ostwaldpapieren (Ilse 1937). Eine mögliche Ursache dafür könnte die oben erwähnte geringe Sättigung gelbgrüner Pigmentfarben sein. Bei monochromatischen Farben, die die höchstmögliche Sättigung aller Farben aufweisen (Kretz 1979), haben gelbgrüne Farbtöne offensichtlich eine höhere Wirksamkeit als bei Pigmentfarben.

Ähnliches gilt möglicherweise auch für die Ergebnisse von Vaidya (1969), dessen Versuche zum Trommeln von

Papilio demoleus mit Ostwaldfarbpapieren ebenfalls ein Maximum im Blaugrün-Bereich aufweisen, das nach Vaidya (1969) allerdings nicht der Farbe der Blätter entspricht, auf denen *P. demoleus* normalerweise seine Eier ablegt.

Ilse (1965) macht zum Trommeln von *P. brassicae* noch eine Angabe, die für eine Farbverarbeitung bei *P. brassicae* spricht, die nicht der der Biene gleicht: Die Weibchen trommeln auch auf blaugrünen Papieren, die wegen ihrer starken UV-Reflexion den Bienen farblos erscheinen (v. Frisch 1914, Hertz 1937, Daumer 1956). Graue Streifen auf rotem oder purpurrotem Grund werden ebenfalls betrommelt. Sie erscheinen dem menschlichen Auge infolge simultanen Farbkontrasts grün oder blaugrün.

Spontanwahlversuche von Terofal (1965) mit Ostwaldfarbpapieren zur Eiablage von *P. rapae* führten zu Ergebnissen, bei denen blaugrüne Papiere zugunsten von "Laubgrün" vernachlässigt wurden. Das weist in die Richtung der Ergebnisse der vorliegenden Arbeit. Die Eiablage von *P. brassicae* hat ihr Maximum bei $\lambda = 542\text{nm}$. Das stimmt in etwa mit dem λ_{max} der Gelbgrünfolie (ca. bei 550nm; Abb. 1) aus den Vorversuchen zur Eiablage überein. Daß dort trotzdem Grün mit λ_{max} bei ca. 510nm vorgezogen wurde, dürfte wie oben erwähnt an dessen größerer Sättigung liegen.

c) Bedeutung von Duftreizen

Wie in Kap. II, 5b angegeben, konnte die Eiablage von *P. brassicae* nur durch die Kombination eines grünen Farbreizes mit dem Duftreiz eines Senfölglykosids (Sinigrin) ausgelöst werden. Mit grünen oder gelbgrünen Lichtreizen beleuchtete Mattscheiben lösten über einen Zeitraum von zwei bis drei Stunden hinweg nur Trommeln, aber keine Eiablage aus. Mit Sinigrin besprühte Mattscheiben ohne Beleuchtung wurden andererseits überhaupt nicht beachtet.

Ähnliches gilt für die Vorversuche zur Eiablage mit PVC-Farbfolien. Ohne Besprühen mit Sinigrinlösung wurden keine Eier abgelegt, gleichgültig, welcher Farbreiz geboten wurde.

Bei *P. brassicae* liegt hier also eine Reizkette aus zwei Schlüsselreizen vor: Zunächst ist der optische Reiz eines grünen Substrats erforderlich, der das Trommeln hervorruft, dann der chemische Reiz eines Senfölglykosids, der in Kombination mit dem Farbreiz die Eiablage auslöst.

Für die Rezeption des Senfölglykosids sind während des Trommelns offensichtlich die zahlreichen B-Haare an den 5. Tarsomeren des ersten Thorakopodenpaares verantwortlich, die nach Chun und Schoonhoven (1973) bei den Weibchen von *P. brassicae* viel zahlreicher sind als bei den Männchen.

Noch wichtiger sind olfaktorische Reize für das Trommeln von *Papilio demoleus* (Vaidya 1969). Um das Trom-

meln hervorzurufen, mußte gleichzeitig mit grünen Farbpapieren der Duft von Zitruspflanzen geboten werden.

In Abwesenheit des Dufts wurden grüne Farben überhaupt nicht beachtet. Hier liegt ebenfalls eine Reizkette aus zwei Schlüsselreizen vor, wobei im Gegensatz zu *P. brassicae* an erster Stelle der chemische Reiz steht.

B Visuelles Verhalten gegenüber monochromatischen Lichtreizen im Vergleich mit den Rezeptoreigenschaften

Die bisherige ausführliche Diskussion der Untersuchung des Farbensinnes von Lepidopteren mit Pigmentfarben hat ihren Grund darin, daß in der vorliegenden Literatur für Schmetterlinge bis jetzt nur derartige Experimente beschrieben wurden. Die Aussagekraft dieser Versuche ist aber begrenzt, da Helligkeitsunterschiede und stark variierende Halbwertsbreiten der resultierenden farbreize (auch abhängig von der jeweiligen Beleuchtung) eine Vielfalt von schwer zu kontrollierenden Einflüssen auf die Ergebnisse ausüben können.

Bei Versuchen mit monochromatischen Lichtreizen von bekanntem Quantenfluß entfallen diese Störfaktoren und die Resultate können eindeutig auf bestimmte konstante oder variable Größen zurückgeführt werden. Da auch Rezeptoreigenschaften meist mit Hilfe von monochromatischen Lichtreizen gemessen werden, sind die Vergleichsmöglichkeiten mit solchen Messungen ebenfalls wesentlich besser als bei Versuchen mit Pigmentfarben.

Im folgenden sollen daher die Ergebnisse der Versuche mit monochromatischen Lichtreizen im Zusammenhang mit den Rezeptoreigenschaften von *P. brassicae*, *A. urticae* und *P. aegeria* besprochen werden.

1. Rezeptoreigenschaften von *P. brassicae*, *A. urticae* und *P. aegeria*

Die für die Funktionsbereiche des Verhaltens gemessenen spektralen Wirksamkeits- und Empfindlichkeitsfunktionen der drei Tagfalter lassen an jeweils direkt den Maxima zuzuordnende Rezeptoren denken, wie sie Kretz (1979) als Grundlage der viergipfligen spektralen Empfindlichkeitsfunktion des spontanen phototaktischen Wahlverhaltens der Ameise *Cataglyphis bicolor* diskutiert hat. Auch Labhart (1974) fand für das phototaktische Verhalten der Honigbiene eine direkte Abhängigkeit von UV- und Grünrezeptoren.

Hinsichtlich der damit aufgestellten Vermutung, daß das Verhalten der Tiere direkt von der Retina gesteuert wird, was eher für ein wellenlängenspezifisches Verhalten (Menzel 1979) als für ein Farbensehen spräche, war es von hohem Interesse, die in den Verhaltensexperimenten erzielten Ergebnisse mit elektrophysiologischen Daten zum visuellen System der Falter zu vergleichen.

Diese Daten haben Paul (1981) und besonders Steiner (1982, 1984) aus der Abteilung von Priv.-Doz. Dr. R. Gemperlein für alle drei hier besprochenen Tagfalter mit der Fourierinterferometrischen Stimulation (FIS) gemessen. Es handelt sich dabei um ein von Dr. Gemperlein (1980, 1982) entwickeltes spektrales Analyse- bzw. Stimulationsverfahren, das schnelle Messungen mit hoher Auflösung erlaubt.

Steiner (1984) hat anhand von ERG-Ableitungen mit dieser Methode die spektrale Empfindlichkeit der drei genannten

Tagfalter gemessen. Die resultierenden Funktionen konnten mit Hilfe von Dartnall-Nomogrammen so simuliert werden, daß die Absorptionskurven der theoretisch erwarteten Rhodopsine festgelegt werden konnten. Deren Kurvenform ist zwar nach neueren Arbeiten (Greenberg und Honig 1975, Ebrey und Honig 1977) nicht konstant, sondern im UV-Bereich breiter, im Rot-Bereich schmaler als von Dartnall (1953) angenommen, im sichtbaren Bereich ist der Fehler nach Steiner (1984) aber vernachlässigbar. Für den UV-Bereich wurde von Steiner (1984) das von Hamdorf, Schwemer und Gogala (1971) an *Ascalaphus* gefundene UV-Pigment für die Simulation verwendet.

Dieses Verfahren ergab für *A. urticae* ein trichromatisches visuelles System mit Maxima bei $\lambda = 360, 460$ und 530nm , das mit Adaptationsversuchen bestätigt werden konnte.

Für *P. aegeria* wurde die gleiche spektrale Empfindlichkeit wie bei *A. urticae* mit einem resultierenden trichromatischen System mit identischen Maxima gemessen. Das könnte nach Steiner (1984) für eine engere Verwandtschaft der Nymphaliden und Satyriden sprechen, die sogar noch zur Zeit von Ilse (1928) erster Untersuchung in der Familie Nymphalidae zusammengefaßt wurden.

Für *P. brassicae* ergab sich dorsal ein trichromatisches System mit Maxima bei $\lambda = 360, 450$ und 560nm , ventral ein tetrachromatisches System mit Maxima bei $\lambda = 360, 450, 540$ und 620nm . Der Rotanteil ließ sich nur durch eine Absorptionskurve simulieren, die wesentlich schmaler war als bei einem vergleichbaren Rhodopsin.

Die Abweichung der beiden Grünmaxima voneinander kann nach Steiner (1984) an einer fehlerhaften Simulation des Rotanteils liegen. Er geht daher davon aus, daß dorsal und ventral die gleichen Rhodopsine ($\lambda_{\text{max}} = 360, 450 \text{ und } 560\text{nm}$) vorliegen und ventral nur der Rotanteil hinzukommt. Alle vier angenommenen Rhodopsine konnten von Steiner durch Adaptionsexperimente bestätigt werden. Auch der Rotanteil ließ sich unabhängig von Grün adaptieren, so daß wahrscheinlich ein Rhodopsin vorliegt, dessen Absorptionskurve durch einen von Abschirmpigmenten hervorgerufenen Farbfillereffekt verschmälert wird. Da nach Kirschfeld (1979) Adaptionseffekte nur gering ausfallen, wenn Sehpigmente nebeneinander in einer Zelle liegen, schließt Steiner (1984) für *P. brassicae* auf dorsal drei und ventral vier verschiedene Farbrezeptoren. Eine Unterstützung für diese Annahme bildet nach Steiner (1984) die Auswertung der sogenannten "nichtlinearen Amplituden- und Phasenreaktion". Die "nichtlineare Analyse" dieser Daten beweist laut Steiner (1984), daß bei *P. brassicae* im ventralen Augenabschnitt vier nichtlineare Untersysteme in den Rezeptorstrukturen vorliegen müssen. Die Rhodopsine können demnach nicht in einer Zelle liegen, was bei einer Anzahl von neun Sehzellen pro Ommatidium (Kolb 1977, 1978) auch überraschen würde.

2. Verhalten und Rezeptoren

Die Grundlage eines Farbsehens, das Vorhandensein von mindestens zwei verschiedenen Farbrezeptoren, ist also für die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Tagfalter gegeben. Aussagen darüber, ob und wie diese Grundlage genutzt wird, erlauben nur Verhaltensexperimente (Mazokhin-Porshnyakov 1966, 1969, Burkhardt 1983). Deren Ergebnisse sollen nun im einzelnen in Beziehung zu den Rezeptoreigenschaften gesetzt werden.

a) Übereinstimmungen zwischen Verhalten und Rezeptoreigenschaften (Hinweise auf voneinander unabhängig arbeitende Rezeptoren)

Die spektralen Empfindlichkeiten der untersuchten Verhaltensbereiche liegen für P. brassicae als Vergleichsgrundlage mit den Rezeptoreigenschaften vor, wie es Menzel (1979) fordert. Hier ergeben sich Übereinstimmungen des Maximums der Freiraumreaktion ($\lambda = 370\text{nm}$) mit dem Absorptionsmaximum des UV-Rezeptors ($\lambda = 360\text{nm}$), der Maxima der Nahrungsreaktion ($\lambda = 447$ und 600nm) mit den Maxima des Blau- und Rotrezeptors ($\lambda = 450$ und 620nm) und der Maxima des Irrommelns ($\lambda = 558\text{nm}$) und der Flablage ($\lambda = 542\text{nm}$) mit dem des Grünrezeptors ($\lambda = 560\text{nm}$). Eine weitere Übereinstimmung zwischen den Funktionen der spektralen Empfindlichkeit der Nahrungsreaktion im Rotbereich und der spektralen Empfindlichkeit des Rotrezeptors ergibt sich aus der Tatsache, daß beide nicht mit einer Rhodopsinabsorptionskurve nach dem Nomogramm

von Dartnall (1953) in Einklang zu bringen sind. Beide Funktionen sind wesentlich schmäler als die entsprechenden Dartnall-Kurven (Abb. 10; Steiner 1984). Eine ähnliche rotempfindliche Sinneszelle, deren $\lambda_{\max}$ bei 615nm liegt und deren spektrale Empfindlichkeit ebenfalls schmäler als die entsprechende Dartnall-Kurve ist, haben Autrum und Kolb (1968) bei der Larve von *Aeschna cyanea* gefunden. Auch der Rotpeak im ERG von *Heliconius erato* weist diese Eigenschaft auf (Bernhard et al. 1970).

Für das Maximum der spektralen Empfindlichkeit der Freiraumreaktion bei *P. aegeria* ($\lambda = 370\text{nm}$) ergibt sich ebenfalls eine klare Übereinstimmung mit dem Maximum des UV-Rezeptors ($\lambda = 360\text{nm}$).

Die Maxima der Nahrungsreaktion von *P. aegeria* (in den Bereichen von ca. 450 und ca. 630nm) und von *A. urticae* ($\lambda = \text{ca. } 460 \text{ und } 582\text{nm}$) liegen nur als spektrale Wirksamkeitswerte vor. Da die Maxima der spektralen Wirksamkeit und Empfindlichkeit aber übereinstimmen, wo beide Werte gemessen wurden (*P. brassicae*: alle Verhaltensbereiche, *P. aegeria*: Freiraumreaktion), soll ihre Gleichheit auch bei den anderen Ergebnissen vorausgesetzt werden. Dann ergibt sich für *P. aegeria* und *A. urticae* im Blaubereich ebenfalls eine genaue Übereinstimmung der Verhaltensreaktion mit dem entsprechenden Rezeptor ($\lambda_{\max} = 460\text{nm}$).

Diese Befunde weisen zunächst auf ein wellenlängenspezifisches Verhalten der drei untersuchten Tagfalter hin, wie es Menzel (1979) für viele der bisher ohne Dressu-

ren auf Farbtüchtigkeit geprüften Insekten und anderen Invertebraten annimmt. Dabei werden verschiedene "motorische Programme" in verschiedenen "neuronalen Netzwerken" (Menzel 1979) von je einem eigenen visuellen Eingang gesteuert. Diese Eingänge (= Rezeptoren) können zwar verschiedene Wellenlängenspezifität aufweisen, daraus resultiert aber noch kein Farbsehen, wenn sie unabhängig voneinander arbeiten. Die oben beschriebenen Übereinstimmungen von Verhaltensweisen und Rezeptoren lassen zunächst ein solches voneinander unabhängiges Arbeiten der Rezeptoren der untersuchten Falter vermuten. Menzel (1979) führt derartige wellenlängenspezifischen Systeme darauf zurück, daß direktes Licht, wie es von der Sonne, dem Himmel und dem Mond abgestrahlt wird, mehr kurzwellige Anteile enthält als beispielsweise von Blättern oder vom Boden reflektiertes Licht. Deshalb haben ursprüngliche visuelle Systeme nach Menzel (1979) wahrscheinlich nur kurz- und langwelliges Licht unterschieden. Diese Wellenlängenbereiche kontrollieren oft verschiedene Verhaltensmuster. Daher könne die Tatsache, daß ein Tier in einem Verhaltensbereich eine andere spektrale Präferenz zeigt als in einem anderen, nicht als Beweis eines Farbsehens herangezogen werden. Solches Verhalten könnte nach Menzel (1979) jedoch die Vorstufe für ein Farbsehen sein. Verschiedene Photorezeptoren könnten sich mit unabhängigen "neuronalen Maschinerien" (Menzel 1979) entwickelt haben und im Lauf der Evolution durch Zusammenarbeit ein Farbsehen mog-

lich gemacht haben.

Betrachtet man die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit nochmals genauer auf diese Überlegungen hin, so wird z.B. die Freiraumreaktion von P. brassicae und P. aegeria ($\lambda_{\max} = 370\text{nm}$) offenbar direkt von deren UV-Rezeptor ($\lambda_{\max} = 360\text{nm}$) gesteuert. Außerdem löst Weiß(UV+) (vgl. Kap. II, 4c) bei P. brassicae und P. aegeria in hohem Maß die Freiraumreaktion aus und wird dabei gleich hellem oder hellerem Weiß(UV-) vorgezogen (Abb. 19, 31, 32). Weiß(UV-) wird von P. brassicae offenbar nicht wie "Weiß ohne UV" von der Biene (Daumer 1963: Zinkweiß; vgl. Kap. II, 4c) mit Blaugrün verwechselt, da es erst bei einer Intensität von $50000\mu\text{W}/\text{cm}^2$ in gleichem Maße die Nahrungsreaktion auslöst wie z.B. $\lambda = 483$ oder 496nm (75 bzw. $71\mu\text{W}/\text{cm}^2$) (Abb. 8, 11). Somit könnte ein vom übrigen visuellen System unabhängiger UV-Rezeptor vorliegen.

Die der Bezeichnung "Freiraumreaktion" zugrunde liegende Hypothese von Mazokhin-Porshnyakov (1969) besagt, daß UV-Licht "offenen Raum" kennzeichnet, weil die meisten Gegenstände UV eher absorbieren als reflektieren und Himmelslicht die einzige natürliche starke Quelle von UV-Licht ist. Daher zeigt UV-Licht nach Mazokhin-Porshnyakov (1969) für Insekten den Raum für freies Umherfliegen an. Insofern wäre eine direkte Steuerung der Freiraumreaktion vom UV-Rezeptor für die untersuchten Falter sinnvoll und würde mit Menzels (1979) Hypothese übereinstimmen.

- b) Differenzen zwischen Verhalten und Rezeptoreigenschaften (Hinweise auf ein Zusammenwirken der Rezeptoren)

Die oben beschriebenen Anzeichen für ein wellenlängenspezifisches Verhalten der untersuchten Lepidopteren werden von anderen Resultaten relativiert.

Die Nahrungsreaktion von A. urticae und P. aegeria zeigt im langwelligeren Teil des Spektrums Maxima, die nicht mit dem Maximum des Grünrezeptors beider Arten ($\lambda = 530\text{nm}$) übereinstimmen (Abb. 21, 25). Grün und Gelb bzw. Orange-Rot werden deutlich voneinander unterschieden. Ob das allein mit Hilfe eines unabhängigen Grünrezeptors möglich wäre, scheint fraglich.

Außerdem fällt auf, daß bei beiden Faltern im Gegensatz zur spektralen Wirksamkeit bei der Nahrungsreaktion (Abb. 21, 25) nach Steiner (1984) die relative spektrale Empfindlichkeit der Retina im Blaubereich (ca. 25%) wesentlich geringer ist als im UV-Bereich (ca. 60%) und im Grünbereich (ca. 95%).

für A. urticae liegen auch funktionsmorphologische Daten zu dieser Frage vor (Kolb 1985). Die Ergebnisse monochromatischer Adaptationsversuche zur Pigmentwanderung in den Rezeptorzellen deuten darauf hin, daß nur zwei der neun Zellen pro Ommatidium Blaurezeptoren darstellen. Es besteht also eine Diskrepanz zur hohen spektralen Wirksamkeit von Blau bei der Nahrungsreaktion.

Bei der Nahrungsreaktion von P. brassicae wird eine einheitliche Verhaltensweise von zwei verschiedenen Re-

zeptoren (Blau- und Rotrezeptor) ausgelöst. Daher erscheint es unwahrscheinlich, daß diese Rezeptoren unabhängig voneinander arbeiten, zumal S.I. Swihart (1970, 1972a,b) bei *Papilio troilus*, *Heliconius erato* sowie *Morpho amathonte* und Schümperli (1975) u.a. bei *Pieris protodice* rot-blau empfindliche Interneuronen im *Protocerebrum* bzw. *Lobus opticus* gefunden haben.

Das Irrmeln und die Eiablage bei P. brassicae zeigen im Grünbereich zwei verschiedene Maxima ($\lambda = 558$ bzw. 542nm), wie sie schon mit einem anderen Versuchsansatz von Kolb und Scherer (1982) gefunden worden waren. Zwar lassen sich beide Maxima ihrer Wellenlänge nach dem Grünrezeptor von *P. brassicae* zuordnen, doch gibt ihre signifikante Verschiedenheit Anlaß zu der Vermutung, daß kein unabhängiger Grünrezeptor vorliegt, sondern eine Verrechnung mit Signalen anderer Rezeptoren stattfindet, die eine gute Unterscheidungsfähigkeit in einem relativ schmalen Spektralbereich ermöglicht. Auch Steiner (1984) schlägt aufgrund der zwei verschiedenen Maxima für Irrmeln und Eiablage eine hohe spektrale Auflösung auf der Basis einer gegenseitigen Verrechnung der Rezeptorsignale vor.

Die spektralen Empfindlichkeiten von P. brassicae fallen im Gegensatz zu denen der zugehörigen Rezeptoren (Steiner 1984, Abb. 6.4.3., 6.4.7) bei der Nahrungsreaktion im Blau und bei der Eiablage im Grün schmaler aus als entsprechende Dartnallkurven (Abb. 10). Vielleicht kommen hier neuronale Prozesse ins Spiel. Denk-

bar wäre auch eine laterale elektrische Inhibition auf Rezeptorebene (Shaw 1975, Matić 1983), deren Folge nach Matić (1983) bei *Papilio aegaeus* eine Verschmälerung von spektralen Empfindlichkeitsfunktionen ist. Für eine solche laterale Inhibition gibt es aber im ERG von *P. brassicae* keine Hinweise (Steiner 1984).

Die Freiraumreaktion bei *P. brassicae* und *P. aegeria* wird auch von Weiß(UV-) ohne nennenswerten UV-Anteil ausgelöst (Abb. 19, 31). Das könnte bedeuten, daß die Freiraumreaktion hauptsächlich von der Helligkeit der auslösenden Lichtreize abhängig ist und/oder daß die anderen Rezeptoren an der Auslösung der Freiraumreaktion in geringem Maße mit beteiligt sind. Für das letztere spricht auch die Tatsache, daß die spektrale Wirksamkeit der Freiraumreaktion von *P. brassicae* im Gegensatz zu der der Nahrungsreaktion und der des Irmelins (Abb. 17) im untersuchten Spektralgebiet nirgends auf Null absinkt. Auch die entsprechende Funktion von *P. aegeria* zeigt diese Eigenschaft (Abb. 28). Hier finden sich sogar minimale Peaks bei $\lambda = 447$ und 558nm , die im Bereich der Maxima von Blau- und Grünrezeptor ($\lambda = 460$ und 530nm) liegen.

Die im Vergleich mit *P. brassicae* auch sonst völlig gleichartigen Ergebnisse zur Freiraumreaktion bei *P. aegeria* (Form und Verlauf der Intensitätskennlinien: Abb. 18, 29; spektrale Empfindlichkeit: Abb. 10, 30; Wirkung von Weißlicht: Abb. 19, 31) sprechen im übrigen für ein identisches, die Freiraumreaktion steuerndes visuelles Teil-

system bei beiden Schmetterlingsarten.

Man kann demnach wohl davon ausgehen, daß die Auslösung der Freiraumreaktion auf Weiß(UV-) bei beiden Arten nicht auf den minimalen UV-Gehalt dieses Lichts (vgl. Kap. II, 4c) zurückzuführen ist, da *P. aegeria* auch auf Weiß(UV-) mit zusätzlichem UV-Sperrfilter reagiert (vgl. Kap. III C, 2d).

Die Nahrungsreaktion (Abb. 11), das Trommeln und die Eiablage (Kap. III A, 2d und 3e; keine Abb., da eine Funktion in der Abszisse verlaufen würde) von *P. brassicae* werden dagegen von Weißlicht (UV+ oder UV-) wenig oder gar nicht ausgelöst, was gegen unabhängige Rezeptoren für diese Bereiche spricht, sondern für eine Wahrnehmung von "Weiß", bei der die Rezeptoren so zusammenarbeiten, daß die genannten Verhaltensweisen nicht auftreten. Ausgenommen von dieser Zusammenarbeit ist möglicherweise der UV-Rezeptor, da Weiß(UV+) und (UV-) bei Nahrungsreaktion, Trommeln und Eiablage nicht verschieden wirken.

Eine "Weißinstanz" nimmt auch Kretz (1979) für das visuelle System der farbtüchtigen Ameise *Cataglyphis bicolor* an, da sie monochromatische Lichtreize wie *P. brassicae* klar von Weißlicht unterscheidet. Das visuelle System der Ameise beruht allerdings entgegen der auf Spontanwahlen zur Phototaxis basierenden Voraussage von Kretz (1979) wahrscheinlich nicht auf vier, sondern nur auf zwei verschiedenen Farbrezeptoren. Nach Messungen von Priv.-Doz. Dr. R. Gemperlein mit F15 (persönliche Mit-

teilung) weist *C. bicolor* zwei Rezeptoren mit Maxima bei $\lambda = 349$ und 510nm auf. Das stimmt mit den Maxima von zwei der von Kretz (1979) vorgeschlagenen vier Re-²zeptoren überein ($\lambda = 342$ und 505nm). Auch Mote und Wehner (1980) fanden bei elektrophysiologischen Messungen nur diese beiden Rezeptoren ($\lambda_{\text{max}} = 347$ und 560nm). Somit liegt wahrscheinlich auch bei *C. bicolor* keine direkte Übereinstimmung des Verhaltens mit den Rezeptoreigenschaften vor.

Daß die Nahrungsreaktion von *P. aegeria* im Gegensatz zu *P. brassicae* von Weiß(UV-) und mehr noch von Weiß(UV+) in hohem Maße ausgelöst wird (Abb. 27), könnte zunächst für einen unabhängig arbeitenden Blaurezeptor sprechen, der von dem ihm entsprechenden Anteil des Weißlichts gereizt wird. Da aber Weiß(UV+) bei *P. aegeria* im Gegensatz zu *P. brassicae* (Abb. 11) wirksamer war als Weiß(UV-), liegt folgende andere Hypothese nah: Die Tiere reagierten wahrscheinlich zum größten Teil zunächst mit der Freiraumreaktion auf die Weißreize. Erst nachdem sie auf den Mattscheiben gelandet waren, wurde durch das Zusammenwirken des Geruchs der Futterlösung mit dem optischen Reiz die Nahrungsreaktion ausgelöst, so daß auch für *P. aegeria* kein unabhängig arbeitender Blaurezeptor angenommen werden muß.

c) Rotrezeptoren bei Lepidopteren

Bei *P. brassicae* fällt eine hohe Orange- und Rotempfindlichkeit im Verhalten (Abb. 10: Nebenmaximum der Nahrungsreaktion bei $\lambda = 600\text{nm}$) wie auch bei den Rezeptoreigenschaften (Steiner 1984, Empfindlichkeitsmaximum im Rot bei $\lambda = 620\text{nm}$) auf. Das steht in deutlichem Gegensatz zur Honigbiene, die ansonsten in Bezug auf ihre UV-, Blau- und Grünrezeptoren über sehr ähnliche Empfindlichkeitsmaxima verfügt wie die drei von Steiner (1984) untersuchten Tagfalter. Sie liegen nach intrazellulären Ableitungen von Autrum und von Zwehl (1964) für Arbeiterinnen bei $\lambda = 340, 430, 460$ und 530nm , für Drohnen bei $\lambda = 340, 450$ und 530nm . Menzel und Blakers (1976) geben aufgrund von Messungen mit der gleichen Methode für Arbeiterinnen die Werte $\lambda = 350, 440$ und 540nm an. Rezeptoren mit gleichartigen oder ähnlichen Maxima scheinen bei Insekten weit verbreitet zu sein. Menzel (1979) gibt für eine Vielzahl von Arten aus unterschiedlichen Ordnungen die Durchschnittswerte $\lambda = 350, 440$ und 510nm an. Gelb- oder Rotrezeptoren sind nach Menzel (1979) sehr selten und in ihrer Existenz kontrovers.

Lepidopteren haben im Gegensatz dazu wie z.B. *P. brassicae* (Steiner 1984) im Grün-Gelb-Bereich häufig langwelligere Maxima und/oder sogar andere Maxima im Orange-Rot-Bereich. Dazu liegen Arbeiten von Hasselmann (1962) an *Phalera bucephala* und *Macroglossum stellatarum*, S.L.

Swihart (1969, 1970, 1972b) an *Epargyreus clarus*, *Papilio troilus* und *Morpho amathonte*, Swihart und Gordon (1971) an *Heliconius erato*, Struwe (1972) an *Heliconius erato*, H. numata und H. sara, Swihart und Schümperli (unveröffentlicht, in: Schümperli 1975) an *Heliconius charitonius* und Eguchi, Watanabe, Hariyama und Yamamoto (1982) an 35 verschiedenen Lepidopteren vor, die sich der Methode des ERG bedienen.

Außerdem haben zur Frage der Rotempfindlichkeit Bernard (1979, Mikrospektrophotometrie, Reflexionsmessungen an der Pseudopupille) an verschiedenen Lepidopteren und Langer, Hamann und Meinecke (1979, Mikrospektrophotometrie, Ultrastrukturuntersuchungen) an *Spodoptera exempta* Daten ermittelt.

Schließlich liegen Einzelzellableitungen von Horridge, Marčelja, Jahnke und Matić (1983) und von Matić (1983) an *Papilio aegaeus* zu diesem Thema vor. Sehr viele der untersuchten Arten besitzen Empfindlichkeitsmaxima, deren Werte dem des menschlichen Rotrezeptors ($\lambda_{\text{max}} = 555$ bzw. 564nm; Brown und Wald 1964 bzw. Bowmaker und Dartnall 1980) gleichkommen oder ihn z.T. weit übertreffen.

So schließt S.L. Swihart (1970) nach Messung des ERG bei *Papilio troilus* auf einen Rotrezeptor mit einem Maximum bei $\lambda = 645\text{nm}$. Ein weiterer Vertreter der Gattung *Papilio*, *P. aegaeus*, hat aufgrund intrazellulärer Ableitungen von Horridge, Marčelja, Jahnke und Matić (1983) sowie Matić (1983) ein Empfindlichkeitsmaximum bei $\lambda = 610\text{nm}$. Bernhard, Boëthius, Gremme und Struwe (1970) haben bei *Heliconius*

conius erato mit Hilfe des ERG einen Peak der spektralen Empfindlichkeit zwischen 610 und 640nm gefunden, den sie auf Reflexion am tracheolären System zurückführen, da er zu schmal für ein Photopigment sei. Dieser Argumentation widersprechen Swihart und Gordon (1971), die ein Empfindlichkeitsmaximum von *H. erato* bei 621nm fanden. Aufgrund ihrer ERG-Messungen plädieren sie für ein Photopigment auf der Basis von Retinol. Dieses könnte der hohen Attraktivität oranger und roter Farben für *H. erato* (Crane 1955) entsprechen.

Auch bei *P. brassicae* konnte ein für ein Photopigment zu schmaler Peak der spektralen Empfindlichkeit bei $\lambda = 620\text{nm}$ auf ein Rhodopsin zurückgeführt werden (Steiner 1984).

Außerdem wurden für verschiedene andere Lepidopteren, darunter auch Pieriden und Nymphaliden, Empfindlichkeitsmaxima im Orange-Rot-Bereich gefunden. Bernard (1979) fand bei vier Pieriden, darunter *P. rapae*, und drei Nymphaliden mit mikrospektrophotometrischen und photochemischen Methoden ein Rhodopsin, das maximal bei $\lambda = 610\text{nm}$ absorbiert.

Fquchi, Watanabe, Hariyama und Yamamoto (1982) haben an den Pieriden *Gonepteryx aspasia* und *Pieris melete* aufgrund von ERG-Messungen spektrale Empfindlichkeiten erhalten, die in der Lage ihrer Maxima der Empfindlichkeit von *P. brassicae* (Steiner 1984) ähneln und über Maxima bei $\lambda = 620$ bzw. 600nm verfügen. Auch die von Fquchi et al. (1982) untersuchten Nymphaliden weisen

Maxima bzw. Schollern im langwelligen Spektralbereich auf. Für viele Arten läßt sich nach Eguchi et al. (1982) eine Dartnall-Kurve mit $\lambda_{\max} = 560\text{nm}$ erstellen. Im Gegensatz dazu verfügt *A. urticae* nach Bernard (1979) und Steiner (1984) wie *Vanessa cardui* (Bernard 1983) über ein Rhodopsin mit $\lambda_{\max} = 530\text{nm}$.

Die meisten der 35 von Eguchi et al. (1982) untersuchten Falter verfügen über Rhodopsine mit Maxima bei oder über 560nm, nicht aber die zwei beschriebenen Satyriden, deren spektrale Empfindlichkeiten der von *P. aegeria* (Steiner 1984) ähneln. Das von Eguchi et al. (1982) postulierte Rhodopsin mit $\lambda_{\max} = 520\text{nm}$ für die beiden Satyriden stimmt gut mit Steiners (1984) Ergebnissen an *P. aegeria* überein (vgl. dazu auch S. 111, 2. Abs.). Viele, wenn nicht die meisten Lepidopteren sind also wie *P. brassicae* im Gegensatz zu Bienen und vielen anderen Insekten imstande, im Rotbereich die Wahrnehmungsgrenzen des Menschen zu erreichen oder noch zu überschreiten. Der biologische Sinn dieser Fähigkeit kann nur vermutet werden. *Pieris brassicae* zeigt z.B. nur selten Nahrungsreaktion auf Rot, was nach v. Frisch (1914) entsprechend der Rotblindheit der Biene eventuell darauf zurückzuführen ist, daß in der Flora der gemäßigten Breiten nur sehr wenige rein rotblühende Blumen vorkommen. Die in den Tropen häufigeren Rotblüher werden von v. Frisch (1914) darauf zurückgeführt, daß sie sich von Vögeln bestäuben lassen. Eventuell liegt bei diesen Rotblühern aber auch ein Zusammenhang mit der Rotsichtig-

keit vieler tropischer Lepidopteren (Heliconiiden u.a.) vor. Daneben scheinen rote Flügelmuster eine große Bedeutung für die Balz mancher dieser Falter zu haben (Crane 1955).

Als möglichen Sinn der Rotsichtigkeit von *Spodoptera exempta*, einer afrikanischen Noctuide, schlagen Langer et al. (1979) die Orientierung während Wanderungen oder das Finden geeigneter Futterpflanzen für die Eiablage vor. Auch *P. brassicae* führt nach Roer (1959) und Williams (1961; zitiert nach Metzger 1984) im Mai Wanderungen in nördlicher, im Juli/August dagegen in südlicher Richtung durch. Andere Pieriden wie *P. rapae* und *Colias croceus* legen noch größere Strecken zurück als *P. brassicae*.

Trotz dieser Übereinstimmung mit *S. exempta* liegt bis jetzt nur ein sehr schwacher Hinweis auf einen möglichen Zusammenhang zwischen Rotempfindlichkeit und Orientierungsvermögen bei *P. brassicae* vor: Die Rotrezeptoren liegen in der ventralen Augenhälfte (Steiner 1984), die dem überflogenen Gelände zugewandt ist. Das ist als Grundlage für eine Interpretation der Rotempfindlichkeit als Orientierungshilfe allerdings nicht ausreichend, zumal Langer et al. (1979) keine Begründung für ihre Vermutung in Bezug auf *S. exempta* angeben.

Eine weitere Überlegung zum denkbaren Sinn einer Rotempfindlichkeit bei Pieriden betrifft die Artdifferenzierung im Lauf der Evolution. Da viele Pieriden wie z.B. der Zitronenfalter und die meisten europäischen

Colias-Arten gelb oder orange gefärbt sind, könnte ein Rotrezeptor im Dienste der Arterkennung entwickelt worden sein.

Auf jeden Fall nehmen viele Lepidopteren, darunter auch *P. brassicae*, ihre Umwelt farblich anders wahr als die Biene oder der Mensch, da sie das ganze Spektrum von UV bis Rot nutzen. Burkhardt (1983) zieht daraus den Schluß, daß die Welt für solche Tiere wesentlich farbenprächtiger sein muß als für uns.

5. Wellenlängenspezifisches Verhalten oder Farbsehen?

a) Unabhängig oder abhängig arbeitende UV-Rezeptoren?

Wellenlängenspezifisches Verhalten im Sinne Menzels (1979) liegt wie oben angesprochen bei den in der vorliegenden Arbeit untersuchten Lepidopteren eventuell im UV-Bereich des Spektrums vor. Die besprochenen Ergebnisse lassen zunächst vermuten, daß der von Menzel (1979) vorgeschlagene erste Entwicklungsschritt der Farbverarbeitung in Form einer getrennten Wahrnehmung von Wellenlängen unter und über 400nm bei Lepidopteren noch Auswirkungen hat.

Andererseits liegen Beobachtungen vor, die über die theoretisch mögliche Beteiligung aller Rezeptoren an der Freiraumreaktion von *P. brassicae* und *P. aegeria* (Kap. IV B, 2b) hinausreichen. Sie führen zu der Annahme, daß UV-Rezeptoren bei vielen Lepidopteren, besonders bei Pieriden, nicht nur eine Rolle beim Auffinden von frei-

em Raum zum Fliegen spielen, sondern auch im Sexualverhalten und bei der Nahrungsreaktion und dabei wahrscheinlich in Wechselwirkung mit anderen Rezeptoren treten.

Petersen, Törnblom und Bodin (1952), Crane (1954), Mazokhin-Porshnyakov (1957, 1969), Nekrutenko (1965), Obara und Hidaka (1968), Obara (1970), Wienzek (1971), Ghiradella et al. (1972), Silberglind und Taylor (1973, 1978), Rutowski (1977, 1981), Roland (1978), Wehner (1981), Steiner (1982) sowie Eguichi und Meyer-Rochow (1983) beschreiben geschlechtsspezifische UV-Muster auf den Flügeln von Schmetterlingen, insbesondere von Pieriden. Auch daraus resultierende Verhaltensweisen bei der Paarung von Pieriden wurden von einigen der genannten Autoren untersucht.

Kolb und Scholz (1982) zeigen darüber hinaus auf, daß gerade bei Pieriden, aber auch bei Nymphaliden und Satyriden oft die Färbung von Tieren, die sich je nach Geschlecht in ihrer UV-Reflexion unterscheiden, im längerwelligen Teil des Spektrums ebenfalls geschlechtsspezifische Unterschiede aufweist. Dies dürfte einen weiteren Beitrag zur Erkennung der Geschlechter darstellen. Ein Zusammenwirken des UV-Rezeptors mit anderen Rezeptoren beim Balzverhalten der betroffenen Arten wird damit sehr wahrscheinlich.

Eguichi et al. (1982) zitieren eine persönliche Mitteilung von H. Tanaka, nach der Pieriden bei der Nahrungssuche von UV-reflektierenden Blumen besonders angezogen werden. Dazu wurde im Verlauf der vorliegenden Ar-

beit gezeigt, daß UV-Licht nur sehr selten direkt die Nahrungsreaktion hervorrief (Abb. 8, 10, 17). Immerhin zeigte sich dabei ein minimaler, aber nicht signifikanter Peak bei $\lambda = 370\text{nm}$, der dem UV-Rezeptor ($\lambda_{\text{max}} = 360\text{nm}$) am besten entsprechenden Wellenlänge. Häufig wurde nach Beobachtungen des Autors jedoch die Umgebung der Mattscheibe mit dem Rüssel betastet. Das könnte den Ergebnissen von Daumer (1958), Kugler (1966) und Jones und Buchmann (1974) zur Bedeutung von UV-absorbierenden Saftmalen an Blumen für Bienen entsprechen. Diese Male zeigen durch den Kontrast zur UV-reflektierenden übrigen Blüte die Nektarquelle an. Somit könnte der UV-Rezeptor bei Lepidopteren auch indirekt an der Nahrungsreaktion mitwirken.

Eine andere Interpretationsmöglichkeit wäre die Annahme, daß den faltern infolge simultanen Farbkontrasts, wie ihn Ilse (1965) beim Fummeln beobachtete, die schwarze Blende der Mattscheibe in einem Farbton erschien, der die Nahrungsreaktion auslöste. Das würde ebenfalls gegen einen unabhängig arbeitenden UV-Rezeptor sprechen. Zur genaueren Klärung der Frage, ob es bei *P. brassicae* einen simultanen Farbkontrast gibt, wären aber weitere Versuche erforderlich.

b) Hinweise auf eine zentrale Verarbeitung von Farbreizen bei Lepidopteren

Wie oben kurz erwähnt, hat S.L. Swihart (1969, 1970, 1972a,b) an vier neotropischen Tagfaltern (*Eupargyreus clarus*, *Papilio troilus*, *Heliconius erato*, *Morpho amathonte*) Ableitungen von Nervenfasern im Protocerebrum vorgenommen. Die Ergebnisse ähneln hinsichtlich der Existenz von Gegenfarben- und Schmalbandneuronen bei *P. troilus* den Resultaten von Ableitungen an Medulla und Lobula bei der Biene (Menzel 1977). Sie führten Swihart (1969, 1970, 1972a,b) zu Hypothesen über komplexe Modelle der Verschaltungen der Interneurone, die die Informationen der Rezeptoren auf verschiedenen Wegen miteinander verrechnen. Würden diese Annahmen über eine zentrale Verarbeitung visueller Informationen bei Tagfaltern zutreffen, so würde das zumindest für die von Swihart (1969, 1970, 1972a,b) untersuchten Arten gegen ein wellenlängenspezifisches Verhalten im Sinne Menzels (1979) sprechen und ließe vermuten, daß auch andere Lepidopteren über ähnliche Mechanismen verfügen.

Anhaltspunkte für diese Vermutung liefert Schümperli (1975), der an visuellen Interneuronen im Lobus opticus und im Gehirn von verschiedenen Tagfaltern, darunter Pieriden (z.B. *P. protodice*) und Nymphaliden (z.B. *Vanessa virginiensis*) extrazelluläre Ableitungen vorgenommen hat. Er fand rotblau-empfindliche Neuronen, die Informationen von mindestens zwei Rezeptoren emp-

fangen. Auch folgendes Ergebnis deutet darauf hin, daß die Informationen von verschiedenen Rezeptoren der untersuchten Tagfalter miteinander verrechnet werden: sowohl Blau- und Grün- als auch Rotrezeptoren trugen sehr wahrscheinlich zur Antwort der sogenannten "invarianten" Neuronen bei. farbspezifische rezeptive Felder könnten nach Schümperli (1975) durch lokale hemmende und erregende Verbindungen zwischen benachbarten "Kanälen" beeinflußt werden. Wenn diese Verbindungen eine gewisse "Plastizität" aufweisen, könnte ihre Spezifität beispielsweise durch lernen verändert werden. Dafür hat S.L. Swinart (1970) an den rotblau-empfindlichen Neuronen von *Papilio troilus* mit Dressurversuchen ein Beispiel geliefert.

Mit den Resultaten der genannten Autoren wächst die Wahrscheinlichkeit, daß auch die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Schmetterlinge über eine zentrale Verrechnungsmöglichkeit visueller Informationen verfügen könnten und so zu Leistungen fähig sein könnten, die über reines wellenlängenspezifisches Verhalten hinausgehen.

c) Wirkung von Wellenlängenmischungen auf *P. brassicae*

Verhaltensversuche mit gemischten Wellenlängen sollten Hinweise zur Frage einer zentralen Verarbeitung von Farb-
reizen bei *P. brassicae* liefern. Eine Mischung aus λ
= 447 und 600nm (den Maxima der Nahrungsreaktion) wurde genauso häufig besucht wie λ = 447nm allein (Abb.

20), obwohl nach Kretz (1979) die Sättigung der Mischfarbe niedriger sein müßte als die von $\lambda = 447\text{nm}$ allein und andererseits die Intensität von $\lambda = 447\text{nm}$ allein nur die Hälfte von der der Mischfarbe betrug. Die Tatsache, daß die Wahl der Falter offensichtlich nicht von einem Beitrag des Rotrezeptors beeinflußt wurde, könnte für eine Hemmung der Signale dieses Rezeptors sprechen, wenn auch die Ergebnisse zunächst einmal einen unabhängig arbeitenden Blaurezeptor vermuten lassen, dessen Funktion von einer Beimischung zu $\lambda = 447\text{nm}$ nicht beeinflußt wurde. Ein solcher unabhängiger Blaurezeptor spräche gegen ein Farbsehen und für wellenlängenspezifisches Verhalten (Menzel 1979). Liegt aber eine Hemmung der Signale des Rotrezeptors aufgrund einer zentralen Verschaltung vor, so wäre das ein Hinweis für ein Farbsehen. Das ebenfalls denkbare Vorliegen von lateraler Inhibition auf retinalem Niveau (Shaw 1975, Matić 1983) verliert dadurch an Wahrscheinlichkeit, daß die spektrale Empfindlichkeit von *P. brassicae* keine Auswirkungen solcher inhibitorischen elektrischen Wechselwirkungen zeigt, wie sie auch bei ERG-Ableitungen auftreten müßten (Steiner 1984).

Steiner (1984) interpretiert dieses Fehlen einer lateralen Inhibition im ERG als Wirkung der Verschiedenheit der Reizform bei der Fourier-Interferometrischen Stimulation (komplexer Lichtreiz, Rezeptoren helladaptiert) von der bei der herkömmlichen Untersuchungsmethode (monochromatischer Lichtreiz, Rezeptoren dunkeladaptiert).

Da die Bedingungen der hier besprochenen Verhaltensversuche (gemischter Lichtreiz, Helladaptation) eher denen bei f15 ähneln kann man davon ausgehen, daß ein einfaches Zurückführen der Ergebnisse auf laterale elektrische Inhibition der Rezeptoren eine geringe Wahrscheinlichkeit aufweist. Horridge et al. (1983) schreiben in Bezug auf diese Frage: "... there will be complex interactions that make nonsense of predicting the resolution ... to mixed colours ...".

Weitere Versuche mit Mischungen von Wellenlängen, die jeweils verschiedenen Funktionsbereichen des Verhaltens entsprachen und dadurch eine bessere Trennung der Wirkung von Wellenlängenmischungen auf die einzelnen Rezeptoren erwarten ließen, erbrachten sowohl für ein wellenlängenspezifisches Verhalten als auch für ein farbensehen Indizien.

Die klare Unabhängigkeit zweier Rezeptoren voneinander scheinen die Ergebnisse eines Farbmischversuchs mit den Maxima der Freiraumreaktion ($\lambda = 370\text{nm}$) und dem Nebenmaximum der Nahrungsreaktion ($\lambda = 600\text{nm}$) aufzuzeigen (Abb. 20). Beide Reaktionen wurden gleich häufig wie von den beiden Einzelkomponenten allein ausgelöst, was unter anderem gegen eine laterale Inhibition spricht. Für Bienen (Daumer 1956) und Ameisen (Kretz 1979) wiesen ähnliche Farbmischungen dagegen eine eigene Farbqualität auf ("Bienen-" bzw. "Ameisenpurpur") und wurden deutlich von den Einzelkomponenten unterschieden. Auch hier scheint die Sättigung der Komponenten für P.

brassicae entgegen der Vorhersage von Kretz (1979) durch die Mischung nicht beeinträchtigt zu sein. UV- und Rotrezeptor arbeiten demnach bei *P. brassicae* wahrscheinlich nicht direkt zusammen. Dies wäre ein Hinweis auf ein wellenlängenspezifisches Verhalten, wie es Menzel (1979) definiert hat.

Ein anderes Bild ergibt sich für den Grün- und Rotrezeptor. Eine Mischung aus den Maxima des Trommels (λ = 558nm) und dem Nebenmaximum der Nahrungsreaktion (λ = 600nm) rief in beiden Verhaltensbereichen weniger Besuche hervor als die Einzelkomponenten (Abb. 20), so daß eine gegenseitige Beeinflussung der Signale von Grün- und Rotrezeptor wahrscheinlich erscheint. Ob diese auf neuronaler Verschaltung oder - sehr viel unwahrscheinlicher - auf lateraler Inhibition der Rezeptoren (Shaw 1975, Matić 1983) beruht, muß vorerst offen bleiben. Im Falle einer zentralen Verarbeitung der Signale der Grün- und Rotrezeptoren könnte das als Voraussetzung für ein Farbsehen betrachtet werden.

Kitabatake et al. (1982) haben ähnliche Ergebnisse (größere phototaktische Wirksamkeit bei bestimmten Wellenlängenmischungen als bei deren Komponenten) als ein Farbsehen der Larve von *Bombyx mori* interpretiert. Zur genaueren Klärung dieser Frage bei *P. brassicae* wären weitere Versuche mit anderen Wellenlängenmischungen sicher aufschlußreich.

d) Übergang von wellenlängenspezifischem Verhalten zu Farbensehen?

Auf der Basis der vorliegenden Resultate zeichnet sich mit hoher Wahrscheinlichkeit ab, daß *P. brassicae*, *A. urticae* und *P. aegeria* sich entweder in einem Übergangsstadium vom wellenlängenspezifischen Verhalten zum Farbensehen befinden oder daß vielleicht beide Verarbeitungsmechanismen nebeneinander vorliegen, wie es auch Steiner (1984) annimmt und wie es für Bienen schon nachgewiesen ist (Menzel 1979, 1984, Burkhardt 1983). Insbesondere die oben beschriebenen Ergebnisse der Versuche mit Wellenlängenmischungen lassen ein solches Nebeneinander von wellenlängenspezifischem Verhalten und Farbensehen als möglich erscheinen. Burkhardt (1983) schlägt als weitere Alternative vor, daß Farbensehen auf spezialisierte Areale der Retina beschränkt sein könnte. Für ihn ist das Hauptkriterium für ein Farbensehen die Fähigkeit eines Tiers, Farben von Weißabstufungen (Lageslicht bzw. Licht einer Xenonlampe) unterscheiden zu können. Wie oben beschrieben, ist dieses Kriterium bei *P. brassicae* für verschiedene Verhaltensweisen gegeben.

Die Ergebnisse intrazellulärer Ableitungen von Neuroenen in der Lamina von Nymphaliden, darunter *Vanessa itea* (Australischer Admiral) und *V. kershawi*, führen Horridge, Marčelja und Jahnke (1984) zu Schlußfolgerungen, die die Unterscheidung zwischen wellenlängenspezifischem

Verhalten und Farbsehen bei Lepidopteren als nicht sehr sinnvoll erscheinen lassen.

Nach Horridge et al. (1984) besitzen Insekten eine begrenzte Anzahl von farbspezifischen Neuronen, die es ihnen wahrscheinlich verwehrt, einen Farbraum zu bewerten oder eine generalisierte Unterscheidung über das ganze Spektrum hinweg vorzunehmen. Die untersuchten Nymphaliden verfügen nach Horridge et al. (1984) über farbhunterscheidende Systeme aus einem erregenden Neuron mit schmalbandiger spektraler Empfindlichkeit und zwei flankierenden, hemmenden Neuronen mit breitbandiger spektraler Empfindlichkeit. Die Tiere könnten mit einer bestimmten Anzahl solcher Systeme, die eine bevorzugte Farbe von allen anderen unterscheiden, verschiedene farbspezifische Verhaltensweisen steuern. Das Maximum des schmalbandigen Neurons könnte durch Lernen verschoben werden.

Damit werden Unterschiede zwischen Farbsehen und wellenlängenspezifischem Verhalten abgeschwächt. Wenn mehrere der beschriebenen Einheiten, die auch zusammenarbeiten könnten, vorlägen und verschiedene Antworten auslösen würden, wäre es nach Horridge et al. (1984) eine semantische Frage, ob ein derartiges System im ganzen über ein Farbsehen verfügen würde.

Sollten die von Horridge et al. (1984) beschriebenen farbhunterscheidenden Neuronensysteme auch bei den in der vorliegenden Arbeit untersuchten Lepidopteren die Grundlage der Verarbeitung von Farbreizen darstellen,

so hatte das zumindest für *P. brassicae* Folgen, die in die Richtung eines Farbensehens deuten würden. Die Ergebnisse der Versuche zur Wirkung von Weißlicht bei Nahrungsreaktion, Frömmeln und Eiablage (Abb. 11; Kap. III A, 2d und 3e) und der Mischung von $\lambda = 600$ und 558nm (Abb. 20, Mitte) setzen nämlich das von Horridge et al. (1984) für möglich gehaltene Zusammenwirken zweier bzw. mehrerer der oben beschriebenen Neuronensysteme voraus. Damit wäre ein wellenlängenspezifisches Verhalten im Sinne Menzels (1979) nicht mehr gegeben.

Nach allen vorliegenden Ergebnissen und deren Interpretation kann davon ausgegangen werden, daß bei den in der vorliegenden Arbeit untersuchten Tagfaltern nicht nur wellenlängenspezifisches Verhalten vorliegt.

Zur Frage, ob die Falter über eine dem Farbensehen des Menschen ähnliche Farbverarbeitung verfügen, wäre es von hohem Interesse, ob sie sich gemäß der Retinex-Theorie Lands (1977, 1984) verhalten, wie es z.B. primitive Wirbeltiere wie Goldfische (Ingle 1985) tun. Dazu könnte mit relativ einfachen Mitteln (z.B. Mondrian-Collagen nach Land (1977, 1984) aus Farbpapieren oder -folien unter verschiedenen Beleuchtungsverhältnissen) zunächst geklärt werden, ob die Falter über die Eigenschaft der Farbkonstanz verfügen, wie es Mazokhin-Porshnyakov (1966), Neumeyer (1981) und Menzel (unveröffentlicht, in Menzel 1984) für die Biene gezeigt haben. Mazokhin-Porshnyakov (1966) vermutet, daß dies auch auf andere Insekten (u.a. Schmetterlinge) zutrifft. Wenn

das richtig sein sollte, wäre es von hoher Wahrscheinlichkeit, daß die Falter Farbreize gemäß der Retinex-Theorie (Land 1977, 1984) zentral verarbeiten und ähnlich wie Mensch und Goldfisch Farben sehen.

Literaturverzeichnis:

- Alaibak, A. (1981): Verhaltensversuche zur Farbpräferenz von *Aglais urticae* L. (Lepidoptera), Diplomarbeit an der Universität München.
- Armbruster, L. (1922): Über das Farbensehen bei Wespen. Natw. Wochenschr. N.F. 21, 419-422.
- Autrum, H. (1975): les yeux et la vision des insectes. In: Traité de Zoologie, ed. P.-P. Grassé, Tome VIII, Insectes: léguments, système nerveux, organes sensoriels. Fascicule 111, pp. 742-853. Paris: Masson et Cie.
- Autrum, H., Kolb, G. (1968): Spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen der Aeschniden. Z. vergl. Physiol. 60, 450-477.
- Autrum, H., Thomas, I. (1973): Comparative physiology of colour vision in animals. In: Handbook of Sensory Physiology, ed. R. Jung, Vol. VII/3A, Central processing of Visual Information, pp. 661-692. Berlin-Heidelberg-New York: Springer.
- Autrum, H., v. Zwehl, V. (1964): Spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen des Bienenauges. Z. vergl. Physiol. 48, 357-384.
- Barth, F.G. (1982): Biologie einer Begegnung. Stuttgart: Deutsche Verlags-Anstalt.

- Beier, W., Menzel, R. (1972): Untersuchungen über den Farbensinn der deutschen Wespe (*Paravespula germanica* F., Hymenoptera, Vespidae): Verhaltensphysiologischer Nachweis des Farbensehens. *Zool. Jb. Physiol.* 76, 441-454.
- Bernard, G.D. (1979): Red-absorbing visual pigment of butterflies. *Science* 203, 1125-1127.
- Bernard, G.D. (1983): Bleaching of rhabdoms in eyes of intact butterflies. *Science* 219, 69-71.
- Bernhard, C.G., Boethius, J., Gemne, G., Struwe, G. (1970): Eye ultrastructure, colour reception and behaviour. *Nature* 226, 865-866.
- Bowmaker, J.K., Dartnall, H.J.A. (1980): Visual pigments of rods and cones in a human retina. *J. Physiol.* 298, 501-511.
- Brown, P.K., Wald, G. (1964): Visual pigments in single rods and cones of the human retina. *Science* 144, 45-51.
- Bünning, E., Joerrens, G. (1960): Tagesperiodische antagonistische Schwankungen der Blauviolett- und Gelbrot-Empfindlichkeit als Grundlage der photoperiodischen Diapause-Induktion bei *Pieris brassicae*. *Z. Naturforschg.* 15b, 205-213.
- Burkhardt, D. (1983): Wavelength perception and colour vision. In: *The Biology of Photoreception*, ed. D.J. Cosens, D. Vince-Price, Society for Experimental Biology Symposium XXXVI, Great-Britain, pp. 371-397.

- Chinery, M. (1976): Insekten Mitteleuropas. Hamburg-Berlin:
Paul Parey.
- Chun, M.W., Schoonhoven, L.M. (1973): Tarsal contact chemo-
sensory hairs of the large white butterfly *Pieris brassi-*
cae and their possible role in oviposition behaviour.
Entomol. Exp. Appl. 16, 343-357.
- Crane, J. (1954): Spectral reflectance characteristics of
butterflies (Lepidoptera) from Trinidad, BWI. *Zoologica*
39, 85-115.
- Crane, J. (1955): Imaginal behavior of a Trinidad butterfly,
Heliconius erato hydara Hewitson, with special reference
to the social use of color. *Zoologica* 40, 167-196.
- Dartnall, H.J.A. (1953): The interpretation of spectral sen-
sitivity curves. *Brit. med. Bull.* 9, 24-30.
- Daumer, K. (1956): Reizmetrische Untersuchungen des Farben-
sehens der Bienen. *Z. vergl. Physiol.* 38, 413-478.
- Daumer, K. (1958): Blumenfarben, wie sie die Bienen sehen.
Z. vergl. Physiol. 41, 49-110.
- Daumer, K. (1963): Kontrastempfindlichkeit der Bienen für
"weiß" verschiedenen UV-Gehalts. *Z. vergl. Physiol.* 46,
336-350.
- David, W.A.L. (1957): Breeding *Pieris brassicae* L. and *Apante-*
les glomeratus L. as experimental insects. *Z. Pflanzen-*
krankh. (Pflanzenpathol.) Pflanzenschutz 64, 572-577.

- David, W.A.L., Gardiner, B.O.C. (1952): Laboratory breeding of *Pieris brassicae* L. and *Apanteles glomeratus* L. Proc. R. ent. Soc. Lond. (A) 27, Pts. 4-6, 54-56.
- Ebrey, T.G., Honig, B. (1977): New wavelength dependent visual pigment nomograms. Vision Research 17, 147-151.
- Eguchi, E., Watanabe, K., Hariyama, T., Yamamoto, G. (1982): A comparison of electrophysiologically determined spectral responses in 35 species of Lepidoptera. J. Insect Physiol. 28, 675-682.
- Eguchi, E., Meyer-Rochow, V.B. (1983): Ultraviolet photography of forty-three species of Lepidoptera representing ten families. Annot. Zool. Jpn. 56, 10-22.
- Forster, W., Wohlfahrt, R.A. (1955): Die Schmetterlinge Mitteleuropas, Bd. II. Stuttgart: Franck'sche Verlagshandlung.
- Forster, W., Wohlfahrt, R.A. (1977): Biologie der Schmetterlinge. Stuttgart: Franck'sche Verlagshandlung.
- Friedrich, E. (1975): Handbuch der Schmetterlingszucht. Stuttgart: Franck'sche Verlagshandlung.
- Frisch, F. von (1914): Der Farbensinn und Formensinn der Bienen. Zool. Jb. Allg. Zool. 35, 1-182.
- Frisch, K. von (1960): Über den Farbensinn der Insekten. In: Mechanisms of Colour Discrimination, pp. 19-40. London: Pergamon Press.

- Gemperlein, R. (1980): Fourier Interferometric Stimulation (FIS). A new method for the analysis of spectral processing in visual systems. MEDINFO 80, Proceedings of the third world conference on medical informatics, Tokyo, 572-576.
- Gemperlein, R. (1982): The determination of spectral sensitivities by Fourier Interferometric Stimulation (FIS). The basic principles and advantages. Doc. Ophthalmol. Proc. Series, 31, 23-29.
- Ghiradella, H., Aneshansley, D., Eisner, I., Silberglied, R.E., Hinton, H.E. (1972): Ultraviolet reflection of a male butterfly: Interference color caused by thin-layer elaboration of wing scales. Science 178, 1214-1217.
- Gogala, M., Hamdorf, K., Schwemer, J. (1970): UV-Sehfarbstoff bei Insekten. Z. vergl. Physiol. 70, 410-413.
- Greenberg, A.D., Honig, B. (1975): Wavelength dependence of the bandwidths of visual pigment spectra. Nature 257, 823-824.
- Groberman, L.J., Borden, J.H. (1981): Behavioral response of *Dendroctonus pseudotsugae* and *Trypodendron lineatum* (Coleoptera: Scolytidae) to selected wavelength regions of the visible spectrum. Can. J. Zool. 59, 2159-2165.
- Halliday, D., Resnick R. (1978): Physics. New York: Wiley and sons.
- Hamdorf, K., Schwemer, J., Gogala, M. (1971): Insect visual pigment sensitive to ultraviolet light. Nature, 231, 458-459.

- Hasselmann, E.-M. (1962): Über die relative spektrale Empfindlichkeit von Käfer- und Schmetterlingsaugen bei verschiedenen Helligkeiten. Zool. Jb. Physiol. 69, 537-576.
- Hawryshyn, C.W. (1982): Studies of animal color vision: comments on some important theoretical considerations. Can. J. Zool. 60, 2968-2970.
- Helmholtz, H. von (1896): Handbuch der physiologischen Optik. Hamburg-Leipzig: Voss.
- Helversen, O. von (1972): Zur spektralen Unterschiedsempfindlichkeit der Honigbiene. J. comp. Physiol. 80, 439-472.
- Hertz, M. (1938): Zur Technik und Methode der Bienenversuche mit Farbpapieren und Glasfiltern. Z. vergl. Physiol. 25, 239-250.
- Hoppe, W., Lohmann, W., Markl, H., Ziegler, H. (1982): Biophysik. Berlin-Heidelberg-New York: Springer.
- Horridge, G.A., Marčelja, L., Jahnke, R., Matić, I. (1983): Single-electrode studies on the retina of the butterfly Papilio. J. comp. Physiol. 150, 271-294.
- Horridge, G.A., Marčelja, L., Jahnke, R. (1984): Colour vision in butterflies. I. Single colour experiments. J. comp. Physiol. 155, 529-542.
- Ilse, D. (1928): Über den Farbensinn der Tagfalter. Z. vergl. Physiol. 8, 658-692.
- Ilse, D. (1932): Eine neue Methode zur Bestimmung der subjektiven Helligkeitswerte von Pigmenten. Biol. Zbl. 52, 660-667.

- Ilse, D. (1937): New observations on responses to colours in egg-laying butterflies. *Nature* 140, 544-545.
- Ilse, D. (1941): On the colour vision of insects. *Proc. Royal Philos. Society* 65, 68-82.
- Ilse, D. (1956): Behaviour of butterflies before oviposition. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 53, 486-488.
- Ilse, D. (1965): Versuche zur Orientierung von Tagfaltern. *Verh. Dtsch. Ges. Jena* 59, 306-319.
- Ilse, D., Vaidya, V.G. (1956): Spontaneous feeding response to colours in *Papilio demoleus* L. *Proc. Indian Acad. Sciences XLIII*, 25-31.
- Ingle, D. (1985): The goldfish is a retinex animal. *Science* 227, 651-654.
- Jones, E., Buchmann, S.L. (1974): Ultraviolet floral patterns as functional orientation cues in hymenopterous pollination systems. *Anim. Behav.* 22, 481-485.
- Kay, Q.O.N. (1976): Preferential pollination of yellow-flowered morphs of *Raphanus raphanistrum* by *Pieris* and *Eristalis* spp. *Nature* 261, 230-232.
- Kiefer, J. (Ed.) (1977): *Ultraviolette Strahlen*. Berlin-New York: De Gruyter.
- Kriepenheuer, J. (1968): Farbunterscheidungsvermögen bei der roten Waldameise *Formica polycтена* Förster. *Z. vergl. Physiol.* 57, 109-411.

- Kirschfeld, K. (1979): The function of photostable pigments in fly photoreceptors. *Biophys. Struct. Mechanism* 5, 117-128.
- Kitabatake, S., Shimizu, I., Kato, M. (1983): Wavelength-dependent properties of phototaxis in larvae of *Bombyx mori*. *Photochemistry and Photobiology* 37, 321-327.
- Knoll, F. (1913): Über Honighienen und Blumenfarben. *Naturwiss.* 15, 349-352.
- Knoll, F. (1919): Gibt es eine Farbendressur der Insekten? *Naturwiss.* 24, 425-430.
- Knoll, F. (1921-1926): Insekten und Blumen. H.1-6. Abh. *zool.-bot. Ges. Wien* 12.
- Knoll, F. (1925): Lichtsinn und Blütenbesuch des *Falters* von *Deilephila livornica*. *Z. vergl. Physiol.* 2, 329-380.
- Knoll, F. (1927): Über Abendschwärmer und Schwärmerblumen. *Ber. Deutsch. Botan. Ges.*
- Kolb, G. (1977): The structure of the eye of *Pieris brassicae* L. (Lepidoptera). *Zoomorphologie* 87, 123-146.
- Kolb, G. (1978): Zur Rhabdomstruktur des Auges von *Pieris brassicae* L. (Insecta, Lepidoptera): *Zoomorphologie* 91, 191-200.
- Kolb, G. (1985): Ultrastructure and adaptation in the retina of *Aglais urticae* (Lepidoptera). *Zoomorphology* 105, 90-98.

- Kolb, G., Scherer, C. (1982): Experiments on wavelengthspecific behavior of *Pieris brassicae* L. during drumming and egg-laying. *J. comp. Physiol.* 149, 325-332.
- Kolb, G., Scholz, W. (1982): Ultraviolet reflections and sexual dimorphism among butterflies. Vortrag auf dem 11. Europäischen Entomologen-Kongreß, Universität Kiel.
- Kretz, R. (1979): A. behavioural analysis of colour vision in the ant *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera). *J. comp. Physiol.* 131, 217-233.
- Kreyszig, E. (1975): Statistische Methoden und ihre Anwendungen. Göttingen: Vandenhoeck und Ruprecht.
- Kühn, A. (1927): Über den Farbensinn der Bienen. *Z. vergl. Physiol.* 5, 762-800.
- Kühn, A., Ilse, D. (1925): Anlockung von Tagfaltern durch Pigmentfarben. *Biol. Zbl.* 45, 144-149.
- Kugler, H. (1950): Der Blütenbesuch der Schlammfliege (*Eristomyia tenax*). *Z. vergl. Physiol.* 32, 328-347.
- Kugler, H. (1966): UV-Male auf Blüten. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 79, 57-70.
- Labhart, J. (1974): Behavioural analysis of light intensity discrimination and spectral sensitivity in honey bee *Apis mellifera*. *J. comp. Physiol.* 95, 203-216.
- Lampert, K. (1907): Die Großschmetterlinge und Raupen Mitteleuropas. Tübingen: F. Schreiber.

- Land, E.H. (1977): The retinex theory of color vision. *Scientific American* 237, 6, 108-128.
- Land, E.H. (1984): Recent advances in retinex theory. Workshop on systems approach in vision; Royal Netherlands Academy.
- Langer, H. (1982): Sehfärbstoffe von Nachtschmetterlingen und ihre Lokalisation im Rhabdom. Seminarvortrag, Zoologisches Institut der Universität München.
- Langer, H., Hamann, B., Meinecke, C.C. (1979): Tetrachromatic visual system in the moth *Spodoptera exempta* (Insecta: Noctuidae): *J. comp. Physiol.* 129, 235-239.
- Lederer, G. (1921): Handbuch für den praktischen Entomologen. 1. Abt.: Lepidoptera, B. Spezieller Teil, Bd. II: Tagfalter. Frankfurt: Verlag des Internat. Entomol. Vereins.
- Magnus, D.B. (1953): Über optische "Schlüsselreize" beim Paarungsverhalten des Kaisermantels *Argynnis paphia* (Lepidoptera, Nymphalidae). *Naturwiss.* 40, 610-611.
- Magnus, D.B. (1956): Experimentelle Untersuchungen zur Biologie und Ethologie des Kaisermantels *Argynnis paphia* L. (Lep. Nymph.). *Z. Tierpsychol.* 15, 397-426.
- Matif, I. (1983): Electrical inhibition in the retina of the butterfly *Papilio*. Four types of photoreceptors. *J. comp. Physiol.* 152, 169-182.

- Mazokhin-Porshnyakov, G.A. (1957): Reflecting properties of butterfly wings and the role of U.V. light in insect visual perception. *Biophysika* 2, 358-368.
- Mazokhin-Porshnyakov, G.A. (1960): Color vision in wasps. *Zool. Zh.* 34, 553-557.
- Mazokhin-Porshnyakov, G.A. (1966): Recognition of colored objects by insects. In: The functional organization of the compound eye, ed. C.G. Bernhard, pp. 163-170. Oxford: Pergamon Press.
- Mazokhin-Porshnyakov, G.A. (1969): Insect vision. New York: Plenum Press.
- Menne, D., Spatz, H.-C. (1977): Colour vision in *Drosophila melanogaster*. *J. comp. Physiol.* 114, 301-312.
- Menzel, R. (1977): Farbensehen bei Insekten - ein rezeptor-physiologischer und neurophysiologischer Problemkreis. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 70, 26-40.
- Menzel, R. (1979): Spectral sensitivity and color vision in invertebrates. In: Handbook of Sensory Physiology, Vol. VII/6A, ed. H. Autrum, pp. 503-580. New York-Heidelberg-Berlin: Springer.
- Menzel, R. (1984): Colour pathways and colour vision in the honeybee. Im Druck.
- Menzel, R., Blakers, M. (1976): Colour receptors in the bee eye-morphology and spectral sensitivity. *J. comp. Physiol.* 108, 11-33.

- Menzel, R., Lieke, R. (1983): Antagonistic colour effects in spatial vision of honeybees. *J. comp. Physiol.* 151, 441-448.
- Metzger, S. (1984): Die Wanderung einheimischer Falter im Zusammenhang mit ihrer Biologie und ihres visuellen Systems. Zulassungsarbeit an der Universität München.
- Mikkola, K. (1972): Behavioural and electrophysiological responses of night-flying insects, especially lepidoptera, to near-ultraviolet and visible light. *Ann. Zool. Fennici* 9, 225-254.
- Miyakawa, M. (1976): Flower-visiting behaviour of small white butterfly, *Pieris rapae crucivora*. *Annot. Zool. Jpn.* 49, 261-273.
- Möller, F. (1957): Strahlung in der unteren Atmosphäre. In: *Handbuch der Physik*, Bd. 48. Flügge, S. (ed.), p. 155-253. Berlin-Heidelberg: Springer.
- Molitor, A. (1939): Zum Farbensehen der Faltenwespen. *Zool. Anz.* 126.
- Mote, M.J., Wehner, R. (1980): Functional characteristics of photoreceptors in the compound eye and ocellus of the desert ant, *Cataglyphis bicolor*. *J. comp. Physiol.* 137, 63-71.
- Mütze, K., Foitzik, L., Kruq, W., Schreiber, G. (1961): *ABC der Optik*. Hanau/Main: Werner Dausien.

- Nekrutenko, Y.P. (1965): "Gynandromorphic effect" and the optical nature of hidden wing-pattern in *Gonepteryx rhamni* L. (Lepidoptera, Pieridae). *Nature* 205, 417-418.
- Novak, I., Severa, F. (1980): *Der Kosmos-Schmetterlingsführer*. Stuttgart: Franck'sche Verlagshandlung.
- Neumeyer, C. (1981): Chromatic adaptation in the honeybee: Successive color contrast and color constancy. *J. comp. Physiol.* 144, 543-553.
- Obara, Y. (1970): Studies on the mating behaviour of the white cabbage butterfly, *Pieris rapae crucivora* Boisduval. *Z. vergl. Physiol.* 69, 99-116.
- Obara, Y., Hidaka, I. (1968): Recognition of the female by the male, on the basis of ultra-violet reflection, in the white cabbage butterfly, *Pieris rapae crucivora* Boisduval. *Proc. Japan Acad.* 44, 829-832.
- Paul, R. (1981): Neue Aspekte der spektralen Empfindlichkeit von *Calliphora erythrocephala* gewonnen durch Fourier-interferometrische Stimulation (FIS). Dissertation an der Universität München.
- Petersen, B., Törnblom, O., Bodin, N.-O. (1952): Verhaltensstudien am Rapsweißling und Bergweißling (*Pieris napi* L. und *Pieris bryoniae* Ochsk.). *Behaviour* 4, 67-84.
- Raschke, K. (1967): Eine Anlage zur monochromatischen Bestrahlung biologischer Objekte, ausgerüstet mit Interferenzfiltern und einer elektronisch geregelten 2,5kW-Xe-nonlampe. *Planta* 75, 55-72.

- Roer, H. (1959): Über Flug- und Wandergewohnheiten von *Pieris brassicae* L. Z. ang. Entomologie 44, 272-309.
- Roland, J. (1978): Variation in spectral reflectance of alpine and arctic *Colias* (Lepidoptera: Pieridae). Can. J. Zool. 56, 1447-1453.
- Rushton, W.A.H. (1972): Pigments and signals in colour vision. J. Physiol. 220, 1P-31P.
- Rutowski, R.L. (1977): The use of visual cues in sexual and species discrimination by males of the small sulphur butterfly *Eurema lisa* (Lepidoptera, Pieridae). J. comp. Physiol. 115, 61-74.
- Rutowski, R.L. (1981): Sexual discrimination using visual cues in the checkered white butterfly (*Pieris protodice*). Z. Tierpsychol. 55, 325-334.
- Salomon, C.H. de, Spatz, H.-C. (1983): Colour vision in *Drosophila melanogaster*: wavelength discrimination. J. comp. Physiol. 150, 31-37.
- Sauer, F. (1982): Raupe und Schmetterling. Karlsfeld: Fauna-Verlag.
- Scherer, C. (1979): Verhaltensversuche über das Farbsehen von *Pieris brassicae* L. Diplomarbeit an der Universität München.
- Schlecht, P. (1979): Colour discrimination in dim light: An analysis of the photoreceptor arrangement in the moth *Deilephila*. J. comp. Physiol. 129, 257-267.

- Schleglendahl, A. (1934): Beitrag zum Farbsehen der Arthropoden. *Z. vergl. Physiol.* 20, 545-581.
- Schlieper, C. (1927): Farbensinn der Tiere und optomotorische Reaktionen. *Z. vergl. Physiol.* 6, 453-472.
- Schlieper, C. (1928): Über die Helligkeitsverteilung im Spektrum bei verschiedenen Insekten. *Z. vergl. Physiol.* 8, 281-288.
- Schremmer, F. (1941a): Versuche zum Nachweis der Rotblindheit von *Vespa rufa* L. *Z. vergl. Physiol.* 28, 457-466.
- Schremmer, F. (1941b): Sinnesphysiologie und Blumenbesuch des Falters *Plusia gamma* L. *Zool. Jb. System.* 74, 361-522.
- Schümperli, R.A. (1973): Evidence for colour vision in *Drosophila melanogaster* through spontaneous phototactic choice behaviour. *J. comp. Physiol.* 86, 77-94.
- Schümperli, R.A. (1975): Monocular and binocular visual fields of butterfly interneurons in response to white and coloured light stimulation. *J. comp. Physiol.* 103, 273-289.
- Schwemer, J., Gogala, M., Hamdorf, K. (1971): Der UV-Sehfarbstoff der Insekten: Photochemie in vitro und in vivo. *Z. vergl. Physiol.* 75, 174-188.
- Shaw, S.R. (1975): Retinal resistance barriers and electrical lateral inhibition. *Nature* 255, 480-483.

- Silberqlied, R.E., Taylor, O.R. (1973): Ultraviolet differences between the sulphur butterflies, *Colias eurytherme* and *C. philodice*, and a possible isolating mechanism. *Nature* 241, 406-408.
- Silberqlied, R.E., Taylor, O.R. (1978): Ultraviolet reflection and its role in mating behavior of the sulphur butterflies *Colias eurytherme* and *C. philodice* (Pieridae). *Behav. Evol. Sociobiol.* 3, 203-243.
- Spatz, H.-C. (1980): Visuelles lernen bei *Drosophila*. *Biologie in unserer Zeit*, 10. Jg., Nr. 3, 67-72.
- Steiner, A. (1982): Fourierinterferometrische Messung der spektralen Empfindlichkeit von zwei Schmetterlingsarten (*Pieris brassicae* und *Aglais urticae*). Wissensch. Ausstellung, Neurobiologentagung, Göttingen.
- Steiner, A. (1984): Die lineare und nichtlineare Analyse biologischer Sehsysteme mit einfachen Sinusreizen und Fourier-Interferometrischer Stimulation (FIS). Dissertation an der Universität München.
- Struwe, G. (1972): Spectral sensitivity of the compound eye in butterflies (*Heliconius*). *J. comp. Physiol.* 79, 191-201.
- Swihart, C.A. (1971): Colour discrimination by the butterfly, *Heliconius charitonius* Linn. *Anim. Behav.* 19, 156-164.
- Swihart, S.L. (1969): Colour vision and the physiology of the superposition eye of a butterfly (Hesperiidae). *J. Insect Physiol.* 15, 1347-1365.

- Swihart, S.L. (1970): The neural basis of colour vision in the butterfly *Papilio troilus*. J. Insect Physiol. 16, 1623-1636.
- Swihart, S.L. (1972a): The neural basis of colour vision in the butterfly *Heliconius erato*. J. Insect Physiol. 18, 1015-1025.
- Swihart, S.L. (1972b): Modelling the butterfly visual pathway. J. Insect Physiol. 18, 1915-1928.
- Swihart, C.A., Swihart, S.L. (1970): Colour selection and learned feeding preferences in the butterfly, *Heliconius charitonius* Linn. Anim. Behav. 18, 60-64.
- Swihart, S.L., Gordon, W.C. (1971): Red photoreceptor in butterflies. Nature, 231, 126-127.
- Terofal, F. (1965): Zum Problem der Wirtsspezifität bei Pieriden. Mitt. Münch. Entomol. Ges. 55, 1-76.
- Linbergen, N., Meeuse, B.J.D., Boerema, L.K., Variosseau, W.W. (1943): Die Balz des Samtfalters, *Eumenis* (= *Satyrus*) *semele* (L.). Z. Tierpsychol. 5, 182-226.
- Vaidya, V.G. (1956): On the phenomenon of drumming in egg-laying female butterflies. J. Bombay nat. Hist. Soc. 54, 216-217.
- Vaidya, V.G. (1969): Investigations on the role of visual stimuli in the egg-laying and resting behaviour of *Papilio demoleus* L. (Papilionidae, Lepidoptera). Anim. Behav. 17, 350-355.

- Walther, J.B., Dodt, E. (1957): Elektrophysiologische Untersuchungen über die Ultraviolett empfindlichkeit von Insektenaugen. *Experientia* 13/8, 333-337.
- Wehner, R. (1981): Spatial vision in arthropods. In: *Handbook of Sensory Physiology*, Vol. VII/6C, ed. H. Autrum, pp. 287-616. Berlin-Heidelberg-New York: Springer.
- Wehner, R., Toggweiler, F. (1972): Verhaltensphysiologischer Nachweis des Farbensehens bei *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera). *J. comp. Physiol.* 77, 239-255.
- Weiß, K. (1953): Versuche mit Bienen und Wespen in farbigen Labyrinthen. *Z. Tierpsychol.* 10, 29-44.
- Wienzek, M. (1971): Spektrale Reflexionsmessungen an Insektenintegumenten. *Forma et functio* 4, 340-391.
- Wigglesworth, V.B. (1971): *Das Leben der Insekten*. Lausanne: Editions Rencontre.
- Williams, C.B. (1961): *Die Wanderflüge der Insekten*. Paul Parey Verlag.

Lebenslauf

von Christian Scherer

3. August 1954	Geburt in Wiesbaden als Sohn von Dr. med. Otto Scherer und seiner Frau Susanne Scherer, geb. Krumrey
September 1961	Einschulung in die Grundschule in Übersee/Chiemsee
September 1965	Eintritt in das Maximilians-Gymnasium in München
Juni 1974	Abitur
November 1974	Beginn des Studiums der Biologie an der Universität München
Mai 1977	Beginn des Studiums der Medizin an der Universität München
Oktober 1979	Abschluß des Studiums der Biologie mit der Diplom-Prüfung an der Universität München
November 1979	Beginn der Promotion bei Frau Prof. Dr. G. Kolb am Zoologischen Institut der Universität München
März 1980	Ärztliche Vorprüfung
August 1981	Erstes Medizinisches Staatsexamen
März 1985	Zweites Medizinisches Staatsexamen

